West Virginia University Libraries
3 0802 102289827 0

Columbia University
in the City of New York

COLLEGE OF
PHYSICIANS AND SURGEONS
LIBRARY

NNC-M-DUP.

NEUROLOGICAL LIBRARY

RECEIVED
AUG 20 1956
WEST VIRGINIA UNIVERSITY
MEDICAL CENTER LIBRARY

Digitized by the Internet Archive
in 2011 with funding from
LYRASIS Members and Sloan Foundation

http://www.archive.org/details/analysederreflex00bagl

O. S. Strong
437 W. 59th St.
N.Y. City

ZUR

ANALYSE DER REFLEXFUNKTION.

EINE KRITISCHE ZUSAMMENFASSENDE DARSTELLUNG,

HAUPTSÄCHLICH

AUF GRUND EIGENER EXPERIMENTELLER UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE DES CENTRALNERVENSYSTEMS.

VON

SILVESTRO BAGLIONI,

DR. MED., PRIVATDOZENT DER PHYSIOLOGIE,
ASSISTENT AM PHYSIOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT ROM.

MIT 2 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 4 ABBILDUNGEN AUF 4 TAFELN UND 1 TABELLE.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1907.

Verlag von J. F. BERGMANN in Wiesbaden.

Soeben erschien:

Über das

Eheliche Glück

Erfahrungen, Reflexionen und Ratschläge eines Arztes.

Preis gebunden Mk. 4.60.

In diesem Werke hat es der Verfasser, ein anerkannter Fachmann, zum erstenmale unternommen, die Gesamtheit äusserer und innerer Faktoren des ehelichen Glückes auf Grund umfassender persönlicher Erfahrungen klarzustellen.

Die Schrift verfolgt das Ziel, durch vorurteilsfreie Aufklärung über die mannigfaltigen Quellen des ehelichen Glückes direkt die Erlangung dieses Gutes und damit zugleich die Meidung trauriger ehelicher Verhältnisse zu erleichtern.

Auszug aus dem Inhaltsverzeichnis:

I. Vorbemerkungen: **Über das Glück im allgemeinen und das eheliche Glück im besonderen.**

II. **Die Quellen des ehelichen Glückes.**

Lebensalter — Gesundheitsverhältnisse — Körperliche Vorzüge — Zivilstand (Verwitwete, Geschiedene), **Vermögen — Stand — Bildung — Religion, Lebensanschauungen — Familienverhältnisse — Milieu, Beruf — Lebensgewohnheiten — Sexuelles Vorleben — Die Motive der Eheschliessung.**

1. **Die seelischen Eigenschaften der Gatten.**

Verstand — Gemüt — Die eheliche Liebe — Wille — Temperament — Charakter — Die Begabung für das eheliche Glück.

2. **Der sexuelle Verkehr in der Ehe.**

Anhang: Die Kinder — Schlussfolgerungen.

III. **Die Wege zur Förderung des ehelichen Glückes.**

A. Die Ehereformvorschläge der Gegenwart — B. Die staatlichen Mittel — C. Die individuellen Mittel.

IV. **Einige Beispiele.**

ZUR ANALYSE DER REFLEXFUNKTION.

VON

SILVESTRO BAGLIONI.

ZUR

ANALYSE DER REFLEXFUNKTION.

EINE KRITISCHE ZUSAMMENFASSENDE DARSTELLUNG,

HAUPTSÄCHLICH

AUF GRUND EIGENER EXPERIMENTELLER UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE DES CENTRALNERVENSYSTEMS.

VON

SILVESTRO BAGLIONI,

DR. MED., PRIVATDOZENT DER PHYSIOLOGIE,

ASSISTENT AM PHYSIOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT ROM.

MIT 2 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 4 ABBILDUNGEN AUF 4 TAFELN UND 1 TABELLE.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1907.

Neurological
QP372
.B34
1907

Nachdruck verboten.
Das Recht der Übersetzung in alle Sprachen vorbehalten.

Druck von Carl Ritter in Wiesbaden.

OCT 1950 SFG

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorbemerkungen 1

Kap. I: Die allgemeinen Lebenserscheinungen und die physiologische Aufgabe des Centralnervensystems 3

1. Die anatomische Grundlage des Centralnervensystems und die Methoden zur Erforschung seiner Funktionen 4
2. Die Vermittlung der Reflexe und ihre Beziehungen zu den peripherischen Reizen, die sie auslösen 9
3. Die „biologische" Bedeutung der Reflextätigkeit 31
4. Die angebliche „automatische" und „psychische" Tätigkeit des Centralnervensystems 35

Kap. II: Die Centralelemente, die an der Vermittlung der Reflexe beteiligt sind, und die Faktoren, durch welche ihre Tätigkeit beeinflusst wird 46

1. Die Rolle des Centralnervensystems beim Zustandekommen der Reflexe 47
2. Experimentelles zur physiologischen Differenzierung verschiedener Mechanismen des Centralnervensystems 57
3. Weitere spezifische physiologische Eigenschaften der afferenten (Koordinations-) Mechanismen und der efferenten (motorischen) Mechanismen des Centralnervensystems 71
4. Physiologische Wirkung der verschiedenen Gifte des Centralnervensystems 79
   a) Wirkung des Strychnins und das Zustandekommen reflektorischer Tetani 80
   b) Wirkung des Phenols und das Zustandekommen klonischer Zuckungen 87
5. Das sog. Refraktärstadium und die Reizsummation der Centralelemente 90
6. Wirkung anderer Phenolderivate und Beziehungen zwischen physiologischer Wirkung und chemischer Konstitution 98
7. Die polare Wirkung des konstanten Stromes auf das Centralnervensystem 102
8. Stoff- und Energiewechsel im Centralnervensystem. Wirkung der Narkotika 103
9. Elekrische Erscheinungen, die die Tätigkeit des Centralnervensystems begleiten 112

Zusammenfassung 114

Literatur 122

Vorbemerkungen.

In den folgenden Seiten versuchte ich, den heutigen Zustand von einigen Fragen der allgemeinen Physiologie des Centralnervensystems darzustellen, indem ich die in diesem experimentellen Gebiete vorliegenden zahlreichen neueren Erfahrungen und Annahmen von einem einheitlichen Standpunkt aus zusammenzufassen bemüht war.

Einiges sei hier bezüglich des vorliegenden Essays noch vorbemerkt.

Zunächst erhebt derselbe keinen Anspruch auf Vollständigkeit, weder auf Vollständigkeit hinsichtlich der Berücksichtigung der Literaturangaben: — aus dem Grunde, dass man die älteren Literaturangaben in jedem modernen Lehr- oder Handbuche findet, habe ich nur die hierhergehörenden Arbeiten der letzten Jahrzehnte angeführt, ausserdem wurden einige ältere Mitteilungen angegeben, soweit sie in direkter Beziehung zu dieser Darstellung standen — noch auf Vollständigkeit der Behandlung des Gesamtthemas: in dieser Hinsicht wurden alle die verschiedenen Fragen, die zu diesem Gebiete der allgemeinen Physiologie des Centralnervensystems gehören, welche man aber schon in der Fachliteratur neuerdings von den verschiedenen Forschern zusammengefasst vorfindet, einfach vorausgesetzt. Von diesen modernen Zusammenstellungen will ich diejenigen von Max Verworn (155), von H. E. Hering (80 bis, von J. N. Langley (111 bis) und von Sherrington (140) besonders hervorheben.

Diesbezüglich wäre die folgende Darstellung als eine Art Ergänzung der vorangegangenen aufzufassen.

Soviel über die Grenzen, in denen ich meine Arbeit gehalten habe.

Nun einige Worte über die Art und Weise der Darstellung.

Die gewöhnliche Art der Darstellung solcher zusammenfassenden Arbeiten geschieht meistens als eine Aufzählung der verschiedenen gefundenen Tatsachen und Erfahrungen, sowie der verschiedenen zu deren Erklärung

von den Forschern geäusserten Annahmen. Daraus entsteht oft eine Reihe von verschiedenen Tatsachen und Theorien, die manchmal ohne inneren Zusammenhang, ja sogar in direktem Widerspruch miteinander dastehen.

Diese Darstellungsart hat doch ihre Vorteile, vor Allem weil sie den Leser in seiner Beurteilung völlig unbeeinflusst lässt.

Wenn aber — wie es z. B. im vorliegenden Essay der Fall ist — der Referent zu gleicher Zeit ein selbständiger Forscher des betreffenden Gebietes ist, dann kann man nicht ohne weiteres von ihm erwarten, dass er sich dabei von seinen eigenen Ideen und Vorstellungen — mit denen er ja täglich weiter arbeitet — befreit und als unparteiischer Berichterstatter auftritt.

So entsteht die zweite Art der Darstellung, in welcher man sich nicht damit begnügt, die verschiedenen Tatsachen und Annahmen in einer zusammenhanglosen Aufeinanderfolge zusammenzustellen, sondern sie vom eigenen Standpunkt zu einer einheitlichen, logisch durchgeführten Lehre zu vereinen sucht.

Auch diese Darstellungsart hat ihre Vorteile; besonders weil sie sehr zur Orientierung unseres immer so vielfach komplizierten Forschungsgebietes dienen kann, und dann, weil sie sowohl für diejenigen, die den vertretenen Anschauungen sich anschliessen wollen, wie für diejenigen, die diese Anschauungen bekämpfen, von Nutzen ist.

Ich habe nun in der Abfassung dieser Zusammenstellung dieser zweiten Art hauptsächlich gefolgt. Deshalb wird man vielleicht manches allzu einseitig oder gar zu schematisch vorfinden: das hängt aber zum Teil vom Stoffe ab, denn so viele Probleme, die hierher gehören, sind bisher kaum berührt oder gar aufgestellt worden, und zum Teil hängt es davon ab, dass ich von eigenen Erfahrungen ausgegangen bin. In dieser Hinsicht muss ich ja den Umstand hervorheben, dass der vorliegende Essay nicht einfach den Wert eines gewöhnlichen Sammelreferates — im engeren Sinne — beanspruchen darf, sondern vielmehr die Bedeutung einer Originalmitteilung, da ich hier meine sämtlichen Untersuchungen, die bisher als vorläufige kurze Mitteilungen oder gar nicht erschienen sind, ausführlich mitteilen werde, soweit sie mir bei den zu erörternden Fragen eine Bedeutung zu haben schienen.

Mit anderen Worten lege ich mein Arbeitsprogramm vor, welches mich in einer sechsjährigen experimentellen Untersuchung über diese Fragen geleitet und mich zu nicht unwichtigen Resultaten geführt hat. Ich brauche kaum hinzuzufügen, dass ich nur eine verschwindend kleine Strecke des langen Weges zurückgelegt habe, und wenn ich jetzt eine kurze Etappe mache, um auf das bisher von mir und anderen Gewonnene einen Rückblick zu werfen, dies nur deshalb geschieht, dass man aus

solchen Etappen neue Kräfte und Ausblicke gewinnt, um weiter diesen schwierigen Forschungsweg betreten zu können.

Bei der Abfassung der vorliegenden Darstellung habe ich ferner eins ganz besonders vor Augen gehabt: d. i. die Klarheit der Begriffe und die Entwicklung der Gedanken. Ich habe mich nämlich bemüht, nur von solchen Worten, Annahmen und Anschauungen Gebrauch zu machen, die vorher streng definiert wurden und sie nur in dem Sinne weiter zu verwenden, wie sie definiert wurden, unter Vermeidung jedes neuen fremden Wortes, wie es leider in diesem Gebiete immer mehr Mode wird.

In dieser Hinsicht will ich noch bemerken, dass die Entwickelung der hier vertretenen Gedanken und Vorstellungen vielfach unter Zugrundelegung der ausgezeichneten »Allgemeine Physiologie« von Max Verworn geschehen ist.

Kapitel I.

Die allgemeinen Lebenserscheinungen und die physiologische Aufgabe des Centralnervensystems.

Inhalt: 1. Die anatomische Grundlage des Centralnervensystems und die Methoden zur Erforschung seiner Funktionen. — 2. Die Vermittlung der Reflexe und ihre Beziehungen zu den peripherischen Reizen, die sie auslösen. — 3. Die „biologische“ Bedeutung der Reflextätigkeit. — 4. Die angebliche „automatische“ und „psychische“ Tätigkeit des Centralnervensystems.

Als allgemeine Physiologie des Centralnervensystems verstehe ich die Besprechung der physiologischen Eigenschaften, die das Centralnervensystem im Gegensatz zu den übrigen nervösen Gebilde (peripherem Nervensystem: Nerven und Sinnesorgane) aufweist, und welche dem Zentralnervensystem aller Lebewesen gemeinsam sind, die ein solches Organ besitzen. Als allgemeine Physiologie des Nervensystems verstehe ich hingegen die Besprechung der physiologischen Eigenschaften, die das Nervensystem von den übrigen Organen des Organismus gekennzeichnet, und welche also allen nervösen Gebilden gemeinsam sind.

Wir müssen demnach im folgenden die physiologischen Unterscheidungsmerkmale zu definieren suchen, die die Funktionen des Centralnervensystems von denjenigen der ihm verwandten übrigen nervösen Gebilde kennzeichnen, mit anderen Worten müssen wir zunächst die allgemeinen Lebenserscheinungen und die physiologische Aufgabe des Centralnervensystems im Tierkörper näher kennen lernen.

1. Die anatomische Grundlage des Centralnervensystems und die Methoden zur Erforschung seiner Funktionen.

Der Begriff »Centralnervensystem« ist naturgemäfs, sowie jeder andere von übrigen Organen, zum erstenmal auf anatomischem, oder, wenn man will, auf morphologischem Boden entstanden. Bekanntlich gab es eine lange Zeitperiode, in der der Anatom zu gleicher Zeit Physiologe war: natürlicherweise suchte er die täglichen und geläufigen Lebenserscheinungen einfach durch die ihm bekannte Strukturverhältnisse der toten Organe und Gewebe zu erklären. Viele Anschauungen und Annahmen in der heutigen Physiologie haben wir von dieser ersten Periode vererbt und es wäre wirklich der Mühe wert, historisch diese Anschauungen zu verfolgen, um ihre Unrichtigkeit und ihre Unhaltbarkeit zu beleuchten.

Die Tendenz, einfach durch Strukturverhältnisse die Funktionen des Centralnervensystems zu erklären, existiert übrigens noch heute bei einigen Histologen, die oft vergessen, dass sich die Physiologie mit eigenen Methoden aus und neben der groben und feinen Anatomie weiter entwickelt hat. Diese Tendenz ist heute wohl als ein Anachronismus zu bezeichnen.

Es gab, besonders vor einem Jahrzehnt, eine Zeitperiode, speziell nachdem Golgi seine mikroskopische Methode entdeckte, in der man mit grossen Eifer und Enthusiasmus sich der mikroskopischen Untersuchung über den feinen Bau des Nervensystems widmete. Durch diese und ähnliche Studien entstand die in der Physiologie so vielfach angewendete Neurontheorie.

Erst später wurde von Apáthy und Bethe durch schärfere mikroskodische Methoden weitere Einzelheiten am feineren Bau des Nervensystems entdeckt, die der alten Neurontheorie nicht entsprechen; so wurde von ihnen die bekannte Neurofibrillentheorie der Neurontheorie gegenübergestellt. Es ist nicht meine Absicht hier auf die diesbezügliche Diskussion einzugehen. Von reinem physiologischen Standpunkt der Frage aus, glaube ich jedoch folgendes hervorheben zu müssen:

Man darf nicht vergessen, dass das Verhältnis zwischen Physiologie des Centralnervensystems und anatomischer (mikroskopischer) Untersuchung desselben, wie man sie heute auszuführen vermag, grade dasselbe Verhältnis ist, das zwischen Klinik und pathologischer Anatomie besteht. Durch einfache Leichensektion würde man zu keinem richtigen Begriff einer Krankheit gelangen, wie sie am Krankenbett des noch lebenden Menschen zu beobachten ist.

Man würde auch keine richtige Vorstellung des furchtbaren glühenden Lavastromes, wie er sich zur Zeit des Ausbruches aus dem Vulkan ergiesst,

einfach aus der kalten erstarrten grauen Masse gewinnen, die man zur Zeit des Ruhestadiums bequem beobachten kann. Man kann daraus höchstens den Weg erschliessen, den er in den furchtbaren Tagen zurückgelegt hat.

Eben das gleiche gilt für die Erkenntnis der physiologischen Vorgänge, die einfach nur aus den mikroskopischen Untersuchungen des Centralnervensystems gefolgert werden: und es ist wirklich eine Tatsache, dass solche Histologen sehr oft in ihren Anschauungen eben das Hauptmerkmal der lebendigen Substanz vergessen, d. h. den unaufhörlichen Stoff- und Energiewechsel, der grade im Centralnervensystem — wie wir sehen werden — überaus rege ist.

Man darf aber auch nach dieser Richtung nicht übertreiben, und der Erkenntnis der feinen Struktur der toten Organe jede physiologische Bedeutung absprechen. Einerseits gibt es tiefgehende physiologische Veränderungen, die man dann als anatomische Veränderungen erkennen kann und andererseits brauchen wir wohl in unseren Begriffen und Anschauungen auch eine feste Grundlage, wo wir die Lebensvorgänge sich abspielen lassen. Zu diesem zweiten Erfordernis genügt uns aber vorläufig ein einfaches Schema, da man noch zu weit ist vom Zeitpunkte, in dem man wirklich alle Vorgänge kennen wird, die in der lebendigen Substanz stattfinden, und in dem man erst daran denken kann, die verschiedenen Strukturverhältnisse der Gewebe mit den in ihnen sich abspielenden Lebensvorgängen zu einer einheitlichen Lehre zu verknüpfen.

Als ein solches einfaches Schema der Struktur des Nervensystems hat sich die Neurontheorie bis jetzt sehr fruchtbar erwiesen: sie ist ferner im Einklang mit der heutigen weit verbreiteten Cellulartheorie, nach welcher man in den Leib der verschiedenen Gewebszellen den letzten Platz der Lebensvorgänge versetzt.

Für die Physiologie des Centralnervensystems ist es aber gegenwärtig ebenso gleichgültig, wenn man an Stelle der Neurontheorie eine andere Strukturtheorie annimmt: sie darf auf keinen Fall Elemente mitbringen, die in Widerspruch stehen mit wohl gesicherten experimentellen Tatsachen der Physiologie selbst, denn sonst ist sie für letztere nicht als Arbeitshypothese brauchbar. Die Neurofibrillentheorie z. B., wie sie von Bethe in seinem Buche vorgetragen wird, kann man in der Physiologie nicht ohne weiteres anwenden, da sie mit manchen experimentellen Tatsachen in offenen Widerspruch gerät, wie ich unten zeigen werde. Wird man aber an dieser Neurofibrillentheorie die notwendigen Änderungen anbringen, so kann man sie ganz gut als Strukturschema in der Physiologie verwenden.

In der vorliegenden Darstellung werde ich, um diese Strukturfrage völlig unpräjudiziert zu lassen, niemals die Ausdrücke von Neuron,

Ganglienzellen, oder Neurofibrillen in dem einen oder dem anderen Sinn brauchen.

Ehe wir an das eigentliche Thema dieses Essays übergehen, müssen wir ein paar Worte sagen über die Methoden, die uns zur Verfügung stehen und die man bisher angewendet hat zur Erforschung der Funktionen des Centralnervensystems. Diese kurze kritische Erläuterung über die Methodik ist eben notwendig, weil man genau vor Augen haben muss, was man durch die Untersuchungsmethoden erreichen kann.

Die Methoden der Physiologie entsprechen genau den Methoden, die man in den sonstigen experimentellen Naturwissenschaften verwendet.

Die objektive Beobachtung und die genaue leicht verständliche Beschreibung der Erscheinungen, die man an den verschiedenen Tieren in Bezug auf ihr normales Centralnervensystem wahrnehmen kann, stellt die erste Stufe zu einer wissenschaftlichen Erkenntnis der Funktionen dieses Organs dar. Da die beobachteten Erscheinungen sehr kompliziert sind, indem man sie in verschiedenen Elementen und Faktoren zergliedern kann, so entsteht von selbst die zweite Phase dieses wissenschaftlichen Werks: d. h. experimentell die verschiedenen Teile des Centralnervensystem künstlich verändern, zur Feststellung, wie sich dabei die Gesamterscheinung ändert. In der Physiologie des Centralnervensystems bleiben wir vorläufig bei diesen zwei Stufen der wissenschaftlichen Forschung stehen: die Ergebnisse, die man daraus gewonnen hat und gewinnt, sucht man durch logische Folgerungen zu einer einheitlichen Lehre untereinander zu verbinden. Wir wollen aber hier etwas ausführlicher diese zwei Forschungsmethoden in Bezug auf die allgemeine Physiologie des Centralnervensystems erörtern.

Es heisst also zunächst beobachten und genau wiedergeben. Dazu muss das Beobachtungsobjekt sinnliche Merkmale aufweisen, die uns gestatten, die Qualität und die zeitliche und räumliche Aufeinanderfolge der Erscheinungen wahrzunehmen. Bekanntermeise besitzt aber das Nervensystem keine solche unmittelbaren Eigenschaften, die wir mit unserem Auge sehen und verfolgen können. Und so sind wir darauf angewiesen, die Folgen und die Wirkungen der nervösen Tätigkeit an anderen Organen zu studieren. Entweder die Muskeltätigkeit oder die Drüsentätigkeit hält der Nervenphysiologe vor sein Auge, um die Tätigkeit des Nervensystems zu erforschen. Die Muskeltätigkeit und die Drüsentätigkeit benützt er als Indikatoren der Tätigkeit des Nervensystems Bei diesem Verfahren hat er niemals zu vergessen, dass bei den beobachteten Erscheinungen nicht bloss das Nervensystem, sondern auch diese Erfolgsorgane eine wichtige Rolle spielen. Man muss die eigentümlichen Eigenschaften der Muskeln, bezw. der Drüsen streng von denjenigen des Nervensystems unterscheiden können, um zu einer logisch richtigen Auffassung

der Eigenschaften des letzteren zu gelangen. Weiter unten werden wir Beispiele kennen lernen, welche uns zeigen, dass diese Unterscheidung nicht immer genügend von den Physiologen klargestellt wurde, was zu irrigen Anschauungen der Eigenschaften des Centralnervensystems führte.

Ist die eben besprochene Beobachtungsmethode diejenige, die man am häufigsten bei der Physiologie des Centralnervensystems anwendet, so existiert jedoch noch eine zweite Beobachtungsmethode, die uns in die Lage setzt, die Tätigkeit des Nervensystems direkt zu verfolgen und somit die Erfolgsorgane (Muskel und Drüsen) vollkommen zu entbehren. Dies ist bekanntlich die elektrische Methode, die auf der Tatsache beruht, dass die Lebenstätigkeit jedes Gewebes von elektrischen Erscheinungen begleitet ist, die man an einem Galvanometer oder Potentiometer erkennen und messen kann. Diese Methode hat man bekanntlich bei der Erforschung der Nervenphysiologie vielfach angewendet und man ist dadurch zu Resultaten über die Eigenschaften des Nerven gelangt, die im scheinbaren Widerspruch mit denjenigen stehen, die man durch die erste Beobachtungsmethode erzielte (so z. B. die sog. Unermüdbarkeit, die Doppelleitung des Nerven etc.)

Zur Erforschung der Physiologie des Centralnervensystems wurde indessen diese immerhin ziemlich komplizierte Methode wenig angewendet; wir werden unten sehen, ob man sie und wie man sie in diesem Gebiete anwenden kann.

Eine dritte Beobachtungsmethode, die in der Physiologie des Centralnervensystems vielfach Anwendung gefunden hat, die aber mitunter zu irreführenden Anschauungen geleitet hat, ist die sogenannte Selbstbeobachtung. Über diese Beobachtungsmethode müssen wir ein paar Worte mehr sagen, um klarzustellen, was und wie diese Methode uns liefern kann zur objektiven Erkenntnis der allgmeinen Eigenschaften des Centralnervensystems.

Durch die Selbstbeobachtung ist der Forscher tatsächlich immer der Gefahr ausgesetzt, in die objektiven Erscheinungen des Centralnervensystems, die er ausserhalb von sich bei allen Lebewesen, die ein Centralnervensystem besitzen, im stande ist zu beobachten, subjektive psychische Elemente einzuführen. Da aber der Versuch, subjektive Erscheinungen (Empfindungen etc.) einfach durch objektive Elemente zu erklären, wohl als vollkommen gescheitert bezeichnet werden kann, so muss jeder moderne Physiologe, der wirklich auf dem Boden der reinen, objektiven, experimentellen Naturwissenschaften bleiben will, absolut sich hüten, jedes Element, das man objektiv nicht wahrnimmt, und infolgedessen nicht durch die objektiven Naturwissenschaften erklärbar ist, zu vermeiden. Nur wenn diese Vorraussetzung streng verwirklicht wird, kann man aus seinen Beobachtungen und heuristischen Schlussfolgerungen erwarten, dass

sie früher oder später zu einer einheitlichen Lehre mit den übrigen biologischen und auch nicht biologischen Naturwissenschaften verknüpft werden.

Wird also bei der Methode der Selbstbeobachtung streng jedes subjektive Element vermieden, so kann man wohl durch dieselbe auch zur Erkenntnis mancher physiologischen Eigenschaften des Centralnervensystems gelangen.

Später werden wir übrigens die Gelegenheit haben, auf diese brennenden Fragen zurückzukommen.

Die zweite Phase der Erforschung der Physiologie des Centralnervensystems heisst Experimentieren; d. h. künstlich die verschiedenen Teile dieses Organs verändern, um festzustellen, was für Veränderungen in den beobachteten Erscheinungen auftreten. Hier kann man zwei Arten und Weisen des Experimentierens wohl von einander trennen, die man zum Studium der Funktionen des Centralnervensystems bisher vielfach angewendet hat. Man sucht entweder ein negatives Bild des zu untersuchenden Teiles zu gewinnen — und dazu studiert man die Ausfallerscheinungen, die nach Entfernung oder Zerstörung oder Ausschaltung (Narkose) des betr. Teiles im Gesamtbild der Funktionen auftreten — oder man sucht ein positives Bild desselben Teiles, indem man den betr. Teil zur Tätigkeit zwingt durch künstliche Reizungen oder indem man durch Giftwirkungen dessen Reizbarkeit erhöht.

Die erste Art des Experimentierens am Centralnervensystem wurde bisher weit mehr angewendet als die zweite Art. Alle Exstirpations- und Durchschneidungsuntersuchungen, auf deren Ergebnisse allein man sehr oft Anschauungen und Hypothesen gegründet hat, indem man auch hier manchmal bei den Schlussfolgerungen weiter gegangen ist, als die Prämissen es logischerweise gestattet hätten, gehören hierher. Denn man muss das negative Bild durch das positive (die zweite Art des Experimentierens) nicht bloss bestätigen, sondern genauer definieren, zumal bei der Physiologie des Centralnervensystems, wo, wie man weiss, die Verhältnisse der einzelnen Teile und Elemente untereinander so hochkompliziert vorliegen. Es gibt fast gar keinen einzigen Teil, dessen Abtragung oder Ausschaltung nicht zu gleicher Zeit Änderungen in weit oder nahe liegenden Teilen, die man eigentlich schonen will, notwendigerweise nach sich zieht. Dazu kommt noch die Feinheit und die geradezu einzig dastehende Empfindlichkeit des Versuchsobjektes gegen alle mechanischen groben Angriffe.

Diese Untersuchungsmethoden werden sowohl bei der speziellen Physiologie des Centralnervensystems, d. h. bei der Physiologie der einzelnen Organismen, so z. B. bei der Physiologie des Centralnervensystems des Menschen, wie bei der allgemeinen Physiologie des Centralnervensystems angewendet, deren Zweck, wie ich anfangs erwähnt habe, darin

liegt, die physiologischen Eigenschaften des Centralnervensystems festzustellen, die allen den Tieren gemeinsam sind, die ein Centralnervensystem haben. Dieser Zweck zeigt von selbst ohne weiteres, wie man zu dessen Erreichung vorgehen muss; die vergleichende Physiologie des Centralnervensystems in der Tierwelt ist der einzige Weg, der uns zu einer allgemeinen Physiologie des Centralnervensystems führen wird. Ich brauche hier nicht die Bedeutung einer solchen vergleichenden Physiologie klarzustellen; darüber hat man so viel geschrieben, dass man wohl mit Recht sagen kann, dass diese Bedeutung nunmehr von keinem Physiologen verkannt ist. Nur eins möchte ich hinzufügen: bei der vergleichenden Physiologie schwebt vor unseren Augen allein ein rein wissenschaftliches Ideal, indem wir dabei nur theoretische Erkenntnis der Verwandtschaft vieler von einander getrennter Erscheinungen bezwecken; das direkt praktische Interesse, welches unverkennbar die spezielle Physiologie des menschlichen Centralnervensystems z. B. mehr besitzt, spielt hier keine Hauptrolle. Damit ist aber gar nicht gesagt, dass diese allgemeinen Sätze in der speziellen Physiologie des Centralnervensystems des Menschen nicht gelten, und dass sie in sich nicht die Möglichkeit bergen, weittragende praktische Vorteile für den Menschen früh oder später zu erbringen.

2. Die Vermittlung der Reflexe und ihre Beziehungen zu den peripherischen Reizen, die sie auslösen.

Die allgemein anerkannten und am leichtesten demonstrierbaren, dem Centralnervensystem eigenen Lebenserscheinungen sind die sogenannten Reflexe. Mit diesem Namen wurden anfangs bloss die Bewegungen eines Tieres bezeichnet, die durch Tätigkeit der Centralorgane nach peripherischen Reizen entstehen. Ganz auffallend ist die richtige Auffassung der biologischen Bedeutung der Reflexe, die deren erster Beobachter Proschaska hatte. Joh. Müller schreibt diesbezüglich in seinem Lehrbuch folgendes: Proschaska (op. min. 2) äussert sich schon sehr bestimmt über die Reflexbewegungen. Sie bestehen darin, dass Empfindungen nach der ganzen Länge der Nerven nach dem Gehirn verpflanzt und in gewisse entsprechende motorische Nerven vom Gehirn und Rückenmark aus reflektiert werden. Er bezieht sich auf den enthaupteten Frosch, erklärt das Niesen, bemerkt ganz richtig, dass die Reflexion bewusst oder unbewusst geschehen könne, aber er hat die Erscheinungen viel zu enge aufgefasst, wenn er glaubt, dass alle reflektierten Bewegungen zweckmäfsig seien, und von der Selbsterhaltung ausgehen. Die allgemeinsten auffallendsten pathologischen Reflexbewegungen sind so unzweckmäfsig und stehen mit der Selbsterhaltung so sehr im Widerspruch, dass man es bei dem dazu disponierten Tiere in

seiner Gewalt hat, durch Vermeidung der Reflexbewegung das Leben zu verlängern, durch Zulassung von Reflexbewegung aber sogleich Tod durch Tetanus herbeizuführen.«

Wir werden jedoch sehen, dass die modernen Untersuchungen mehr zugunsten der PROSCHASKAS Auffassung, als der des grossen Meisters sprechen.

Eine detaillierte Zusammenstellung der an den Tieren nachgewiesenen Reflexe gehört nicht in den Rahmen dieses Essays und sie würde überhaupt zu weit führen. Durch den Vergleich einiger bestimmten Reflexe werden wir vielmehr die allgemeinen Merkmale derselben herauszugreifen suchen, um auf deren Grund eine genaue objektive Definition derselben aufstellen zu können, die dem heutigen Zustand der Wissenschaft entspricht.

Zunächst ist nunmehr jedem bekannt, dass nicht bloss die Bewegungserscheinungen aller Arten, sondern auch — besonders dank den PAWLOWschen Untersuchungen — die Sekretionserscheinungen jeden Tieres reflektorisch zu stande kommen.

Ein ganz bequemes Versuchsobjekt, das von den alten sowie von den jungen Physiologen zum Studium der Reflextätigkeit bevorzugt wurde, ist der Rückenmarksfrosch. Durch das gewöhnliche Schulverfahren wird dem Frosch einfach der Kopf abgetrennt, sodass der Schnitt unterhalb der Med. oblongata zu liegen kommt, und an diesem verstümmelten Tiere werden die verschiedenen Hautreflexe untersucht. Die Tätigkeit des Rückenmarks wird unter den gewöhnlichen Bedingungen für einige Stunden erhalten. An einem so präparierten Rückenmarksfrosch wurden die meisten, in den Lehrbüchern beschriebenen und erörterten Reflexe und deren mehr minder allgemeine Eigenschaften erzielt. Ein solcher Rückenmarksfrosch dient ja als klassisches Paradigma jeder Reflextätigkeit.

Indessen muss man bemerken, dass diese Methode der Durchschneidung mehrere Einwände zulässt, die sich auf vor kurzem erkannte Tatsachen beziehen, und die Bedenken bei den erzielten Ergebnissen und Schlüssen entstehen lassen. Zunächst bedingt die Methode notwendigerweise Verblutung des Tieres, die eigentlich die einzige Ursache des nachfolgenden Todes des Tieres darstellt. Und wie wir sehen werden, bedeutet grade Anämie und Sauerstoffmangel einen groben, schwerwiegenden Angriff für die Lebenszustände der Centralorgane. Ausserdem birgt die Methode noch eine zweite Fehlerquelle für die richtige Erkenntnis der natürlichen, normalen Reflexbewegungen des Rückenmarkfrosches; dies ist der unter dem Namen Shock bekannte Lähmungszustand, der auf jedes schwere Trauma folgt, und in unserem Fall von der Durchschneidung der Med. oblongata bedingt ist; dieser Lähmungszustand tritt in einem so präparierten Rückenmarksfrosch besonders dadurch hervor, dass er keine hinlängliche Zeit und

keine günstigen Bedingungen (infolge der Anämie) hat, vollständig zu schwinden.

Darin liegt der Grund der Tatsache, dass man an einem solchen Reflexpräparat immer sehr starke Reize zur Erzielung von Reflexen anbringen muss.

Diese Übelstände werden auch nicht dadurch beseitigt, dass man an Stelle der totalen Enthauptung einen kleinen Schnitt zwischen dem ersten Wirbel und dem Schädel ausführt, denn diese Methode kann nicht die infolge der Durchschneidung der mächtigen, in dieser Region verlaufenden Blutgefässe entstehende Blutung verhindern, ausserdem bedingt die fast niemals zuheilende Wunde der Haut Entstehung von nachfolgenden Infektionen.

Zur Erzielung von Reflexen am Rückenmarksfrosch, die den möglichst normalen Ernährungsbedingungen des Centralorgans entsprächen, müsste man eigentlich nach dem Gesagten eine Methode erfinden, mittels welcher man das Rückenmark des Frosches von den höher liegenden Centralteilen unblutig durchtrennen könnte. Wird eine solche Methode angewendet, so könnte man erwarten, dass danach zunächst das Tier lange Zeit am Leben erhalten bleibe (wie dies bei den höheren Wirbeltieren, z. B. beim bekannten Rückenmarkshund von Sherrington, auch nach blutiger Rückenmarksdurchschneidung der Fall ist, vor allem weil bei den Warmblütern die Wundheilung aus mehreren Gründen besser von statten geht, als bei den Kaltblütern) und so hätte man Gelegenheit, auch an diesem Rückenmarksfrosch bequem und für lange Zeit die reflektorische Tätigkeit dieses Centralorgans unter möglichst normalen Zuständen zu untersuchen.

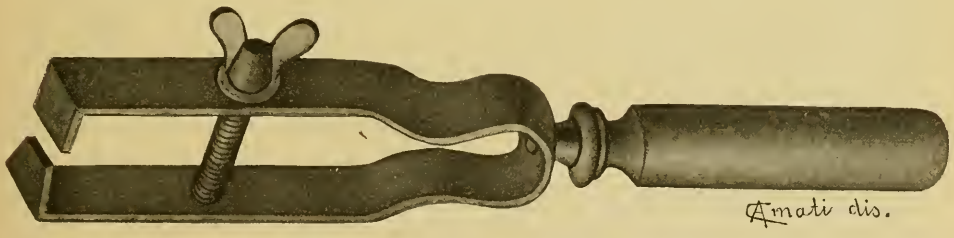


Fig. 1.
Klemme zur unblutigen Durchtrennung des Rückenmarks des Frosches. Nat. Grösse. Siehe Erklärung im Text.

Vor kurzem habe ich (131) eine Methode und ein kleines Instrument angegeben, mit dem man die unblutige Durchtrennung des Rückenmarks am Frosch mit Erfolg leicht ausführen kann. Wie aus der vorstehenden Fig. 1 deutlich zu entnehmen ist, besteht das kleine Instrument aus einer besonders modifizierten Klemme, deren eine Branche (die untere)

man in die Mundhöhle des Frosches bis zum Beginn der Speiseröhre einschiebt; die zweite (obere) Branche kommt zu gleicher Zeit auf die Nackenregion, wo man den Zwischenraum zwischen dem ersten Wirbel und dem Schädel leicht erkennen kann. Wird die Schraube dann langsam zugedreht, so nähern sich die beiden stumpfen Schneiden der Klemmenbranchen einander, indem sie die dazwischenliegenden Gewebe, also die Wirbelsäule zusammendrücken. Da aber die Nervensubstanz des Rückenmarks nicht so elastisch ist, wie die Gefässwände, die Haut, der Knorpel, wird sie unter dem zunehmenden mechanischen Druck durchtrennt ehe die übrigen Gewebe geschädigt werden. Dass die Durchtrennung des Rückenmarks erfolgt ist, erkennt man leicht aus dem heftigen Zusammenfahren aller Körpermuskeln, welches durch die direkte mechanische Reizung der herabsteigenden Cerebrospinalbahnen hervorgerufen wird, und aus dem darauffolgenden vorübergehenden Lähmungszustand (Shock) des Tieres. Es ist aus manchen Gründen ratsam, nicht sofort nach der Operation die Klemme herauszunehmen, sondern sie noch eine Zeitlang am Tiere liegen zu lassen.

Durch diese Methode gelingt die vollständige Durchtrennung des Rückenmarks und zwar auf unblutigem Wege fast immer sehr gut, wie die nachfolgende Inspektion der Gegend deutlich zeigt. Die auf diese Weise operierten Rückenmarksfrösche leben in der Tat Monate lang nach der Operation weiter, man muss nur dafür Sorge tragen, dass die durch die Operation gelähmte Harnblase künstlich durch Auspressen von Zeit zu Zeit entleert wird. Die Methode bietet ferner die Möglichkeit, die Durchtrennung auf beliebig verschiedenen Höhen der Wirbelsäule ausführen zu können.

Solche Rückenmarksfrösche sind begreiflicher Weise ganz geeignet zum genaueren Studium der an diesen Tieren wahrnehmbaren Rückenmarksreflexe, und ich will hier einige von diesen Reflexen näher besprechen, weil sie uns die Gelegenheit bieten, das Wesen der Reflexe allgemein zu erkennen.

Wird ein so operierter Rückenmarksfrosch ein oder mehrere Tage nach der Operation beobachtet, so sieht man, dass das Tier ganz ruhig mit den vier Extremitäten am Leib angezogen dasitzt, ohne je eine spontane Bewegung auszuführen, mit Ausnahme der weiter von statten gehenden rhythmischen Atembewegungen der Kehle, falls die Trennung genau zwischen dem Beginn des Rückenmarks und der untersten Grenze der Med. oblongata fiel, sodass die zwei oberen Drittel der letzteren nicht zerstört wurden. Wird das Tier auf seinen Rücken gelegt, so bleibt es in dieser ungewöhnlichen Lage liegen, ohne je die geringste Bewegung auszuführen um sich umzudrehen und zur ursprünglichen Lage zurückzukehren; die vier Extremitäten werden dabei ebenfalls eng am Leib angezogen gehalten, wie wenn das Tier auf der Bauchseite läge. Der

Lagereflex ist eben verschwunden, weil die ihn vermittelnden höheren Centren vom Rückenmark getrennt wurden.

Berührt man oder reizt man auch in einer starken Weise irgendwie (mechanisch, elektrisch) die Haut des Kopfes, so treten nur an dieser Region Reflexe auf: die Extremitäten werden nicht dadurch zur Bewegung gebracht; dies ist der physiologische Beweis, dass die Durchtrennung des Rückenmarks vom Kopfmark vollständig gelang.

Die erste Erscheinung, die man an einem so operierten Rückenmarksfrosch ohne weiteres feststellen kann, ist also die, dass das nicht künstlich gereizte oder irgendwie gestörte Tier seine vier Extremitäten am Leib angezogen hält, ganz genau in derselben Weise, wie es der normale ruhig dasitzende Frosch zu tun pflegt. Wird in der Tat ein unteres Bein eines solchen Rückenmarksfrosches künstlich sanft ausgestreckt, so zieht das Tier dasselbe sofort an den Leib zurück. Diese zur gewöhnlichen Hockenlage des Frosches dienenden Rückenmarksreflexe können noch besser durch den folgenden Versuch zum deutlichen Ausdruck gebracht werden. Man fasst einen Fuss eines solchen Rückenmarkfrosches — ohne denselben stark zu drücken, sonst treten natürlich die unten beschriebenen Abwehrreflexe ein — zwischen zwei Finger und hebt das Tier in die Luft, dann bemerkt man, dass das Tier ganz ruhig ohne jede Bewegung aufgehängt bleibt, mit dem Kopf nach unten und mit den vier Extremitäten, einschliesslich derjenigen, an der man das Tier in der Luft hält, dicht am Leibe angezogen. Erst später (nach einer langen Zeit dieser ungewöhnlichen Lage) fangen die ermüdeten Muskeln der letzteren Extremitäten an nachzulassen und das Bein streckt sich etwas, um sich aber sofort durch einen nachfolgenden Anziehungsreflex zu kontrahieren, usw. Wird dasselbe Experiment an einem normalen Frosch, oder an einem Frosch, dem man das Zentralnervensystem oberhalb der Med. oblongata durchtrennt hat, versucht, so beobachtet man, dass das Tier ausnahmslos das angefasste Bein hin und her bewegt, das andere Bein ausstreckt, um mit ihm den festhaltenden Fingern des Forschers entgegenzuarbeiten, bis schliesslich das Tier sich von der ungewöhnlichen Lage befreit und zur normalen Bauchlage zurückkehrt. Der Rückenmarksfrosch kann indessen auch all diese reflektorischen Bewegungen ausführen, wenn man, wie wir unten sehen werden, seine Zehen kräftiger drückt; wenn er diese Reflexe in den angegebenen Versuchsbedingungen nicht vollführt, hängt dies sicher davon ab, dass die afferenten Reize bezüglich der Raum- und Lageverhältnisse nicht mehr durch die höher liegenden Zentren auf die motorischen Rückenmarksmechanismen einwirken, wie dies bei den normalen Fröschen stattfindet.

Die ausgezeichnete Empfindlichkeit des Reflexvermögens bei solchen Rückenmarksfröschen kann man deutlich durch die folgenden einfachen Reflexe zum Ausdruck bringen.

Streicht man mittels eines stumpfen Instrumentes, wie z. B. eines Finders oder einer Hohlsonde, leicht die Haut des Bauches oder die Flanke eines solchen auf den Rücken gelegten Frosches, so sieht man sofort die reflektorische Zusammenziehung der genau unter der gereizten Hautregion liegenden Muskeln, ganz ähnlich wie es in der menschlichen Neurologie (Abdominalreflex etc.) beschrieben wird. Ja man kann an solchen Fröschen ganz bequem auch das Kniephänomen feststellen.

Ausser diesen einfachen Reflexen, durch mechanische Hautreize hervorgerufen, zeigt dieser Rückenmarksfrosch noch folgende komplizierte Reflexbewegungen auf bestimmte mechanische Reize hin, die sehr geeignet erscheinen zur Feststellung der allgemeinen Merkmale einer jeden Reflexbewegung.

1. Berührt man oder streicht man ganz sanft mittels eines stumpfen Instrumentes (eines Finders oder eines Pinsels) die Haut des hinteren Rückenteils, gerade über dem Kreuzbein und den Beckenknochen, so sieht man, dass die ganze hintere Körperhälfte sich abflacht, indem der Bauch fest gegen den Boden gepresst wird und die bis dahin am Leib dicht angezogenen unteren Extremitäten von einander und vom Leib entfernt werden. Wird nun der Reiz unterbrochen, so bleibt trotzdem der Körper in dieser Lage für eine gewisse Zeit noch liegen; erst später kehrt er zur ursprünglichen normalen Hocklage allmählich zurück. Hingegen kehrt er zur ursprünglichen Lage sofort zurück, wenn man das Tier in einer anderen Weise mechanisch reizt.

Wird der zur Auslösung dieses Reflexes angewendete mechanische Reiz stärker (z. B. durch Anwendung einer stechenden Nadel) oder dauert er länger, so sieht man dann, dass der Schenkel der entsprechenden Seite, falls man die Flanke einer Seite reizt, oder sonst einmal der eine, einmal der andere Schenkel abwechselnd nacheinander, falls die Reizung grade in der Mitte des Rückens statthat, sich im Hüftgelenk ausstreckt, dann durch Flexion des Unterschenkels am Kniegelenk die Fusszehen, auf die gereizte Hautregion gebracht, hin und her sich bewegen, offenbar zur Entfernung des reizenden Fremdkörpers; also genau dasselbe, was man schon öfters bisher am enthaupteten Frosch durch Bepinselung der Rückenhaut mit Essigsäurelösung beobachtete, nämlich die bekannten Versuche von PFLÜGER, die zur damaligen Theorie der Rückenmarksseele dienten.

2. Wenn man in die Afteröffnung eines solchen Rückenmarksfrosches die stumpfe Spitze eines Finders steckt, und denselben leicht hin und her bewegt, so sieht man einen reflektorischen Bewegungskomplex, der dem vorangehenden Reflex antagonistisch ist: nämlich eine aktive Erhebung des Rückens vom Boden. Auch hier nach Aufhören des mechanischen Reizes bleibt der Frosch in dieser Lage noch eine Zeit lang stehen.

Wird der Reiz stärker oder dauert er länger, so beobachtet man auch hier, dass das eine resp. das andere Bein abwechselnd sich nach Innen flektiert und die Fusszehen durch passende Bewegungen vor die Analöffnung vorbeifahren, zur aktiven Entfernung der Reizursache.

3. Für unser Vorhaben sind die folgenden komplizierten reflektorischen Bewegungen der unteren Extremitäten nach mechanischen Hautreizen noch lehrreicher. Streicht man sanft mit der stumpfen Spitze eines Finders oder mittels eines Haarpinsels die Haut des Oberschenkels, des Unterschenkels oder des Fusses, so bemerkt man, dass der gereizte Teil hinauf gezogen wird, indem er mehr dem Leib genähert wird. Wenn der Reiz aber stärker oder dauerhafter ist, dann treten ganz verschiedene Reflexbewegungen auf, in Zusammenhang mit der gereizten Hautregion.

Wird nämlich die Haut des Oberschenkels stark mechanisch gereizt, so sieht man, dass sich das Bein am Hüftgelenk etwas ausstreckt, sich der Unterschenkel am Kniegelenk flektiert, sodass die Fusszehen durch passende Bewegungen auf die gereizte Hautregion gelangen und mit wiederholten Abwehrbewegungen sich gegen den belästigenden Finder stemmen, um ihn wegzuschaffen; währenddessen bleibt das andere Bein in Ruhe.

Wird nun derselbe Reiz an die Haut des Unterschenkels oder des Fusses angebracht, so sieht man jetzt, dass das gereizte Bein sich ausstreckt, während die kontrolaterale Extremität hinabgezogen wird, um mit passenden Bewegungen der Zehen, ähnlich wie die gereizte Extremität im oben genannten Fall, den belästigenden Reiz von der Haut der Gegenseite zu entfernen; auf diese Weise kommt es, dass die beiden unteren Extremitäten sich kreuzen. Das beschriebene ganz verschiedene Verhalten der beiden unteren Extremitäten auf, der Art und Intensität nach gleiche Reize, die auf verschiedene Hautregionen desselben Beines angebracht werden, ist grade typisch und für unser Studium bedeutungsvoll. Zur Erklärung desselben muss man zunächst die eigentümlichen räumlichen Verhältnisse in Betracht ziehen, die die verschiedenen gereizten Hautpunkte zum abwehrenden Fuss derselben Seite erweisen. Durch passende Bewegungen können in der Tat die Fusszehen desselben Beines dazu führen, einen belästigenden Reiz, der auf die Haut des Oberschenkels einwirkt, aktiv zu entfernen; dasselbe ist aber absolut unmöglich, wenn der schädigende Reiz hingegen auf die Haut des Unterschenkels oder des Fusses selbst einwirkt; in diesem Falle treten eben die zur Entfernung des Reizes geeigneten Bewegungen der anderen Extremität auf. Wir müssen also schliessen, dass die verschiedenen Hautpunkte eines Körperteiles eines solchen Rückenmarksfrosches durch verschiedene Verbindungen mit dem Zentralorgan derartig verknüpft sind, dass durch sonst gleiche Reize ganz verschiedene Reflexbewegungen ausgelöst werden, damit auf jeden Fall das Ziel aller

solcher Reflexbewegungen erreicht wird, das Ziel nämlich, den belästigenden Reiz wegzuschaffen. Diese letzte allgemeine Charakteristik solcher Reflexe werden wir unten noch ausführlicher behandeln.

Hier will ich nun einen anderen Reflex des so operierten Rückenmarksfrosches erwähnen, der wiederum uns für dieses Studium der allgemeinen Eigenschaften der Reflexbewegungen bedeutend erscheint. Legt man einen solchen Frosch auf den Rücken (wie gesagt, er bleibt in dieser Lage ganz ruhig liegen, mit den vier Extremitäten dicht am Leib angezogen) und berührt man mit einem Finger oder einem ähnlichen Instrument die Haut der Fusssohle, indem man dabei einen leichten Druck ausübt, so bemerkt man, dass hierauf sich die Planta ausdehnt, indem sich die Zehen spreizend fächerartig von einander entfernen, und zu gleicher Zeit stemmt sich die so erweiterte Fusssohle leicht gegen den Finger des Forschers. Auch hier ist die Erscheinung zu bemerken, dass nach Aufhören des mechanischen Reizes die vom ganzen Fuss angenommene Lage noch eine Zeitlang besteht, falls nicht eine andere künstlich erzeugte Reflexbewegung hinzutritt.

Wenn auf diese Weise mit dem Daumen und Zeigefinger beide Fusssohlen eines solchen Rückenmarksfrosches zu gleicher Zeit gereizt werden, so bemerkt man, dass beide Extremitäten den angegebenen Reflex prompt und rasch ausführen, und wenn der Reiz noch länger dauert, so tritt eine rasche Ausstreckung der Schenkel, durch welche das Tier sich nach vorne rückt, durch eine Bewegung also, die derjenigen ganz ähnlich ist, die das normale Tier beim Springen ausführt.

Dieser Reflex zeigt nun ganz besondere Eigenschaften.

Zunächst ist er nur dadurch auszulösen, wenn bloss die Hautregion der Fusssohle in der angegebenen Weise gereizt wird. Wird z. B. in einer ähnlichen Weise die Haut des Fussrückens oder die des Unterschenkels gereizt, so tritt niemals eine solche Bewegungskomplex auf: in diesen Fällen sind nur die obenerwähnten Reflexe zu beobachten, welche die Entfernung des gereizten Teiles von der Reizursache bedingen.

Wird nun die Haut der Fusssohle abgetragen, so verschwindet mit ihr jede Möglichkeit, den obenerwähnten Reflex hervorzurufen.

Wenn man anderseits auf dieselbe Hautgegend qualitativ verschiedene Reize [chemische, elektrische, thermische, mechanische (Stechen oder Kneifen) Reize] einwirken lässt, so beobachtet man nie den besprochenen Bewegungskomplex: in diesen Fällen erhält man ausnahmslos entweder die aktive Entfernung des Fusses von der Reizursache (Anziehung des Fusses am Leib: die Zehen werden aneinander gepresst) oder, bei stärkeren Reizen, aktive Entfernung der schädigenden Reizursache durch passende Abwehrbewegungen des anderen Beines (siehe oben).

Hier sehen wir nun einen ganz bestimmten reflektorischen Bewegungskomplex, durch das Rückenmark vermittelt, der nicht bloss mit einem bestimmten Hautort, sondern auch mit einer ganz bestimmten Reizqualität (leichtes Drücken mittels eines stumpfen Dinges von breiter Fläche) verknüpft ist.

Die biologische Bedeutung dieses Reflexes liegt auf der Hand: er stellt einen integrierenden Bestandteil des normalen Geh- und Springmechanismus des Frosches dar.

Einen in seiner Grundmerkmalen dem eben besprochenen reflektorischen Bewegungskomplex ganz analogen Reflex beobachtet man ebenfalls am Frosch, wenn man die Med. oblongata, wo die sämtlichen Atemcentren dieses Tieres liegen, von den übrigen Partien des Centralnervensystems abtrennt.

Der nervöse Atmungsmechanismus des Frosches (47) bietet manche Tatsachen, die grade zu unserem Vorhaben sehr wichtig sind. Zum besseren Verständnis der zu beschreibenden Reflexvorgänge, müssen wir den normalen Atmungsmechanismus dieses Tieres hier kurz erläutern.

Beim Atmungsmechanismus des Frosches sind zwei Bewegungsreihen von einander zu unterscheiden: erstens die sogenannten »oscillatorischen« Bewegungen der Kehle, die durch rhythmische Hebung und Senkung des Kehlbodens bei geöffneten Nasenlöchern einen dauernden Gasaustausch zwischen Medium und Mundhöhle besorgen. Währendderen kommuniziert der eigentliche Lungenraum mit der Mundhöhle nicht, weil die Atemritze für gewöhnlich zugeschlossen ist. In längeren Zeitintervallen erfolgen die »eigentlichen« Atembewegungen, die man an der Abflachung, die sofort von Vorwölbung der Tierflanken gefolgt wird, von aussen erkennen kann. Durch die aktive Öffnung der Atemritze werden dabei die Lungen — infolge ihrer Elastizität, sowie des intraabdominalen Druckes, teils auch durch Tätigkeit von Exspirationsmuskeln des Bauches — entleert: die exspiratorische Luft strömt in die Mundhöhle hinein, mischt sich mit der Mundhöhlenluft, und durch Tätigkeit der Mundhöhlenmuskeln wird diese Luftmischung von neuem in die Lungen gepresst. Während der exspiratorischen Öffnung der Atemritze werden immer die Nasenlöcher aktiv zugeschlossen, und zwar durch die Tätigkeit der Kaumuskeln, d. h. durch Schliessung des Maules: Öffnung der Atemritze und Schliessung des Maules stellen beim Frosche einen untrennbaren Bewegungskomplex, der unter den normalen Bedingungen des Tieres eine grosse biologische Bedeutung hat, weil er dafür sorgt, dass der Lungenraum niemals mit der äusseren Luft direkt kommuniziert: werden in der Tat die Lungen einmal künstlich in direkte Beziehung mit dem Medium gebracht, so kann nur eine Entleerung derselben durch ihre Elastizität und den intraabdominalen Druck

zu stande kommen, aber nie eine Füllung, weil, wie gesagt, die Lungenfüllung (Inspiration) beim Frosch, der keine Rippen und kein Zwerchfell besitzt, durch Tätigkeit der Muskeln der Mundhöhle besorgt wird. In dem angegebenen Fall entweicht aber die Luft bei jeder inspiratorischen Verengerung der Mundhöhle durch die äussere Öffnung, statt in die Lungen zu strömen.

Fasst man nun alle festgestellten Tatsachen über den Atmungsmechanismus des Frosches zusammen, so ergibt sich folgende Erscheinungsreihe: Der Frosch führt ruhig dasitzend seine »oscillatorischen« Kehlbewegungen aus. Am Ende einer solchen, und ausnahmslos in der Zeit, während der Boden der Mundhöhle herabgezogen ist (aktive Erweiterung der Mundhöhle), wird die Atemritze durch die Tätigkeit ihrer erweiternden Muskeln geöffnet. Die Luft strömt infolgedessen aus den Lungen in die Mundhöhle, während gleichzeitig die Nasenlöcher verschlossen werden (passive Erweiterung der Mundhöhle, Exspiration). Hierauf folgt sogleich — auf reflektorischem Wege, wie wir bald sehen werden — die aktive Verengerung der Mundhöhle: Die Zunge wird gegen den Gaumen hinauf und vorwärts gezogen, die Hyoidhörnerplatten versperren von innen die Choanen, während diese Bewegung der Zunge gleichzeitig auch die schnelle Wiederöffnung der äusseren Nasenlöcher veranlasst. Die Luft wird damit von neuem in die Lungen gestossen (Verengerung der Mundhöhle, Vorwölbung der Flanken, Inspiration). Hierauf schliesst sich sofort die Atemritze wieder durch die Tätigkeit ihrer Schliessmuskeln und bleibt durch ihre Elastizität verschlossen, während die darauf folgenden oscillatorischen Kehlbewegungen wieder die exspirierte Luft erneuern.

Diese für den Frosch recht passende komplizierte Atmungsweise wird vom Centralnervensystem (Med. oblongata) vermittelt, und zwar durch eine Reihe von mit einander geeignet verketteten Reflexen: von diesen Reflexen, die integrierende Bestandteile des beschriebenen Atmungsmechanismus darstellen, will ich hier einige näher betrachten, die Eigentümlichkeiten aufweisen, welche für vorliegendes Thema wichtig erscheinen.

Der erste Punkt bezieht sich auf die oben betonte innige Verknüpfung zwischen der Öffnung der Atemritze und der Schliessung des Maules, welche beim normalen Tier immer zu gleicher Zeit stattfinden. In dieser Beziehung ist nun von besonderem Interesse die Erscheinungen zu verfolgen, welche an einem Frosch mit künstlich (durch Wachs) verstopften Nasenlöchern auftreten. Da dadurch der Weg, der die äussere Luft in die Mundhöhle führt, gesperrt wird, so öffnet der Frosch von Zeit zu Zeit das Maul, während die Atemritze geschlossen ist. Dadurch füllt sich die Mundhöhle wieder mit Luft, die bei der nächsten Inspiration ebenfalls mit in die Lungen gepresst wird, so dass sich die Lungen infolge-

dessen mehr und mehr füllen. Ein Frosch mit verstopften Nasenlöchern ist nach einiger Zeit eigentümlicherweise immer von Luft stark geschwollen. Was nämlich einem solchen Frosch höchst schwierig ist, das ist die Entleerung der Lungen. Zwar versucht der Frosch die in den Lungen angehäufte, sauerstoffarme Luft auszustossen, indem er das Maul öffnet und auch eine Zeit lang geöffnet hält, aber es erfolgt währenddessen keine gleichzeitige Öffnung der Atemritze. Die Atemritze wird vielmehr jedesmal erst geöffnet unmittelbar nachdem das Maul wieder geschlossen ist, so dass der Frosch dadurch in der Regel keine Entleerung der Lungen erreicht, sondern vielmehr die Füllung der Lungen noch befördert. Nur selten gelingt dem Frosch einmal eine Entleerung der Lungen. Einen schlagenden Beweis dafür, dass einem solchen Frosch die Entleerung der Lungen fast unmöglich wird, liefert folgender Versuch: Setzt man einen in dieser Weise mit Luft gefüllten Frosch ins Wasser, so bleibt er beständig auf der Oberfläche des Wassers stehen, wenn er auch künstlich herabgestossen oder in irgend einer Weise, die den normalen Frosch zum Untertauchen veranlasst, gereizt wird.

Dieses merkwürdige Verhalten von Fröschen, denen die Nasenlöcher verstopft wurden, ist die schönste Illustration der angegebenen innigen Verbindung von zwei Bewegungen, die Öffnung der Atemritze und die Schliessung des Maules, die stets zusammenfallen; es findet deshalb niemals eine Öffnung der Atemritze statt, so lange das Maul aktiv geöffnet ist: und dann ist selbstverständlich, dass eine Exspiration nur bei Schliessung des Maules erfolgen kann. Es liegt hier eine reflektorische Verknüpfung zweier Momente vor, die der Frosch nicht trennen kann. Diese Verknüpfung von zwei verschiedenen Bewegungen ist unter normalen Bedingungen, wie gesagt, für den Atmungsmechanismus des Frosches recht zweckmäfsig: andererseits bedeutet sie eine kaum überwindbare Schwierigkeit für den Frosch, dem man künstlich die Nase zugestopft hat.

Der zweite Punkt der nervösen Atemmechanik des Frosches, der hier hervorgehoben zu werden verdient, betrifft die aktive Öffnung der Atemritze (Exspiration), mit der nachfolgenden aktiven Verengerung der Mundhöhle (Inspiration) und Wiederschliessung der Atemritze, die ebenfalls auf rein reflektorischem Wege durch künstliche Erweiterung der Mundhöhle zu erzielen ist. Zu diesem Versuch öffnet man künstlich von oben die Mundhöhle, indem man einen mehr oder minder umfangreichen Teil des Oberkiefers wegschneidet. Wenn man nun durch diesen künstlichen Spalt in die Mundhöhle hineinbläst, derartig, dass der Mundboden dadurch passiv erweitert wird, so beobachtet man, dass infolge dieses Reizes zunächst sich die Atemritze öffnet, worauf der ganze Bewegungenkomplex eines normalen Atemaktes folgt: d. h. aktive Verengerung der Mundhöhle (Hebung des

Mundbodens und der Zunge, Zusammenziehung der seitlichen Wände des Maules: Inspiration) und dann Wiederschliessung der Atemritze. Diese ganze Bewegungenreihe kann man durch aufeinander folgende künstliche Aufblähungen der Mundhöhle binnen kurzer Zeit zu wiederholten Malen reflektorisch hervorrufen.

Dieser reflektorische Vorgang ist, wie leicht verständlich, von Bedeutung für die Theorie, dass der normale nervöse Atmungsmechanismus des Frosches ein reflektorischer Akt ist. Deshalb habe ich versucht, seine näheren Eigenschaften und die zum Zustandekommen desselben notwendigen Versuchsbedingungen festzustellen. Die Ergebnisse, zu denen ich dabei gelangt bin, sollen hier kurz zusammengefasst werden.

A. Die anatomischen Vorbedingungen zum Zustandekommen dieses Atemreflexes werden durch das Unversehrtbleiben der zwei oberen Drittel der Med. oblongata und durch das Erhaltenbleiben der Schleimhaut und der darunter liegenden Muskulatur des tiefen, unmittelbar in der Nähe der Atemritze befindlichen Teiles des Mundbodens, sowie durch das Erhaltenbleiben der normalen Nervenverbindungen zwischen den letzteren Körperteilen und dem erwähnten Teil des Centralnervensystems dargestellt. Man kann alles übrige, Gehirn, Rückenmark, Haut, Lungen, Herz, Eingeweide etc. vollständig abtragen und doch den genannten Atemreflex immer noch durch die angegebene Weise erzielen. Durch Kokaïnisierung der Schleimhaut suchte ich ferner den peripheren Reizort genauer festzustellen, und dabei fand ich, dass eigentlich die Muskeln selbst und vielleicht die Sehnen dieses Mundteiles der wahre Sitz sind, wo der peripherische Auslösungspunkt dieses Reflexes sich findet. Sehr wahrscheinlich sind es die peripherischen Endigungen der afferenten (sensiblen) Nervenbahnen der Muskeln, die das Zustandekommen dieses Bewegungenkomplexes reflektorisch bedingen, was einem anderen (109) eigentümlichen Atemreflex am Kaninchen entspricht.

B. Was hier aber eine grössere Beachtung bezüglich dieses Reflexes verdient, ist die eigentümliche Reiznatur, die zu dessen Zustandekommen unbedingt nötig ist. Werden in der Tat andersartige Reize (elektrische, chemische, thermische oder mechanische: Stechen oder Kneifen, eine andere Art mechanischer Reize, wie bald zu sehen ist, ist dagegen wirksam) genau auf denselben Punkt der Peripherie angebracht, so gelingt es niemals, dadurch den beschriebenen Reflex hervorzurufen. Wenn man dagegen mit einem stumpfen Instrument, wie einem Finder oder einer Hohlsonde, oder mittels eines kleinen Wattebäuschchens, das untere hintere Drittel des Mundbodens von innen sanft drückt, sodass eine passive Erweiterung dieses Teiles der Mundhöhle entsteht, so beobachtet man nicht selten den beschriebenen reflektorischen Atembewegungenkomplex; bei diesen Reizen darf man aber zu gleicher Zeit weder die Schleimhaut der Speiseröhre (in

diesem Fall wird ein dem Erbrechen der höheren Tiere ähnlicher Ausspeireflex hervorgerufen) noch die Schleimhaut der Atemritze berühren, sonst kommt der beschriebene Atemreflex nicht zu stande.

Wir sehen also hier einen reflektorischen Bewegungenkomplex, der mit einer ganz bestimmten peripherischen Reizqualität verknüpft ist: Aufblähen durch Einblasen von Luft oder sonstwie erzeugte passive Erweiterung eines Teiles der Mundhöhle bedingt auf rein reflektorischem Wege einen echten Atmungsakt des Frosches.

Dieser reflektorische Vorgang ist von grösster Wichtigkeit für die theoretische Erkenntnis der normalen Tätigkeit der Atemzentren, und wir werden Gelegenheit finden, später darauf zurückzukommen. Hier, wo wir die allgemeinen Eigenschaften der Reflexvorgänge besprechen, genügen die hervorgehobenen Merkmale des Mechanismus dieses Reflexes. Wir finden aber diesbezüglich noch eine weitere Eigenschaft, die ebenfalls für die Theorie des Reflexwesens eine grosse Bedeutung beansprucht.

C. Dies ist die Hemmung dieses Reflexes, die man ebenfalls reflektorisch erzielen kann. Wird nämlich zu gleicher Zeit, in der man den genannten Reflex künstlich, z. B. durch Einblasen von Luft, auszulösen sucht, die Schleimhaut der Atemritze selbst mechanisch gereizt (Berühren mit einem Finder etc.), so bleibt der Reflex vollständig aus, so lange der Finder in Kontakt mit dem Aditus laryngeus gehalten wird. Hier haben wir also ein schönes Beispiel einer reflektorischen Hemmung eines Reflexes, der sonst immer prompt und rasch auftritt. Diese reflektorische Hemmung ist ebenfalls leicht erklärlich, wenn man ihre biologische Bedeutung für das Tier in Betracht zieht. Bekanntlich passiert jedes feste oder flüssige Nahrungsmittel des Frosches zunächst die für gewöhnlich geschlossene Atemritze; wenn die beschriebene reflektorische Hemmung nicht bestünde, so könnten leicht Nahrungsstücke in die Lunge eindringen, denn, wie gesagt, das Tier besitzt gar keine mechanische Einrichtung, die derjenigen des Epiglottis der höheren Tiere ähnlich ist.

Auch diese reflektorische Hemmung findet durch peripherische Reize bestimmter Natur statt: denn sie wird nicht durch die Reizung der Atemritzschleimhaut hervorgerufen, die durch das künstliche Lufteinblasen entsteht; der Luftstrom trifft in der Tat sicher auch auf die Schleimhaut.

Ein anderes lehrreiches Beispiel von Hemmung einer Reflexbewegung, durch einen zweiten peripherischen Reiz herbeigeführt, konnte ich an japanischen Tanzmäusen genau beobachten. Fasst man eines dieser Tierchen am Schwanzende an und hebt es mit dem Kopf nach unten in der Luft auf, so beobachtet man, dass das Tier von der ungewöhnlichen Lage erregt, unaufhörlich heftige Reflexbewegungen mit seinen vier Extremitäten ausführt, offenbar um in die natürliche Lage zurückzukehren.

Wird nun vor seine Füsse ein fester Gegenstand (es genügt ein Wattebäuschchen) gebracht, dann packt das Tier sofort mit den Zehen seiner sämtlichen Füsse den Gegenstand fest an — und zu gleicher Zeit hören sofort die durch die ungewöhnliche Lage herbeigeführten heftigen Reflexbewegungen der Beine auf, obwohl die ungewöhnliche Lage mit dem Kopf nach unten immer noch fortdauert. Hier sehen wir also, dass die durch einen festen Gegenstand herbeigeführten peripherischen Reize der Fusssohle die zur normalen Lage hinzielenden Reflexbewegungen hemmen, was wohl dadurch zu erklären ist, dass eben unter natürlichen Umständen des gewöhnlichen Tierlebens die Berührung der Fusssohlen mit einem festen Gegenstand (dem Boden) mit dem Zurückkehren zur normalen Körperlage zusammenfällt.

Das Gesamtbild der bisher besprochenen Reflextätigkeit zeigt uns ohne weiteres, dass den peripherischen Reizen eine ausschlaggebende Bedeutung für das Zustandekommen bestimmter Reflexbewegungen zukommt und dass für die Erkenntnis des Wesens dieser manchmal sehr komplizierten Reflexbewegungen die Tatsache von hoher Bedeutung ist, dass alle solche Reflexvorgänge zu einem bestimmten Zweck koordiniert sind.

Als Gesamtergebnis dieser Untersuchungen können wir nun folgendes schliessen:

1. Das normale Centralnervensystem des Frosches (Rücken- und Kopfmark) ist der Sitz von komplizierten reflektorischen Vorgängen, deren normaler Ablauf koordinierte zweckmäfsige Bewegungen bedingt, die immer eine biologische Bedeutung für das Tierleben erkennen lassen und zu deren Auslösung bestimmte peripherische Reize notwendig sind. In der Tat setzt logischerweise die maschinelle Zweckmäfsigkeit, die wir ausnahmslos in den beschriebenen Reflexvorgängen erkennen, voraus, dass nicht bloss die Reizintensität und -dauer, sondern vor allem die Reiznatur von wesentlicher Bedeutung zum Zustandekommen des einen, an Stelle des anderen reflektorischen Bewegungskomplexes sind. So sahen wir, dass der beschriebene Plantarreflex am Rückenmarksfrosch nur durch eine ganz bestimmte Art mechanischer Reizungen der Fusssohle auslösbar ist; dasselbe gilt für den erwähnten Atemreflex des Kopfmarkes.

2. In dieser Beziehung können zwei Reihen reflektorischer Mechanismen scharf von einander getrennt werden: die eine wird von Reflexen zusammengesetzt, die durch schädigende oder belästigende peripherische Reize hervorgerufen werden, in die zweite Reihe kommen dann diejenigen Reflexe, die von Reizen bedingt werden, welche man als nützlich oder begünstigend bezeichnen kann.

a) In der ersten Reihe (thermische, chemische, elektrische, mechanische: stechende, kneifende, schneidende Reize) steht der Umfang und das Wesen der Reflexbewegungen in Zusammenhang mit der Intensität und der Dauer der angebrachten Reize, und zwar: *α*) wenn die Reize schwach oder kurzdauernd sind, so erstrebt der Reflex den vom schädlichen Reiz betroffenen Hautort von ihm zu entfernen, *β*) wenn die Reize stark oder langdauernd sind, dann folgen den verhältnismäfsig einfachen vorangehenden Reflexbewegungen kompliziertere und umfangreichere Reflexvorgänge, die direkt dahin streben, die schädliche Reizursache aktiv vom Körper zu entfernen.

Wir haben oben gesehen, wie dazu ganz geeignete Mechanismen im Froschrückenmark nachweisbar sind.

b) Die Reflexbewegungen der zweiten Reihe besitzen im allgemeinen eine tiefgehende biologische Bedeutung für das Tier, so stellt der Plantarreflex einen integrierenden Bestandteil des komplizierten Reflexmechanismus des Gehens und Springens dar, sowie der Mund-Atemritzereflex für den nervösen Atemmechanismus des Frosches. Auf diese zweite Reihe der Reflexvorgänge wurde man, wie wir bald sehen werden, erst vor kurzem in unserem Forschungsgebiet aufmerksam und doch gebührt ihr die grösste Beachtung, besonders wenn man viele nervöse Tätigkeiten, die man sonst als automatisch zu betrachten pflegte, mechanisch erklären will.

3. Als direkte Schlussfolgerung der hervorgehobenen Tatsachen bezüglich des Centralnervensystems des Frosches kann man sofort behaupten, dass das bekannte, von Buch zu Buch übermittelte und vererbte sogen. Reflexgesetz von Pflüger keine allgemeine Gültigkeit mehr beanspruchen darf, denn es wurde hauptsächlich aus Versuchen abgeleitet, die bloss eine Reihe der hier erwähnten Reflexe (und zwar die erste Reihe der durch schädliche [chemische] Reize ausgelösten Reflexe) betrafen. Im allgemeinen kann man sagen, dass man bisher mit Unrecht in diesem Gebiet dem Froschrückenmark wenig zahlreiche und überhaupt wenig umfangreiche Reflexvorgänge zuerkannt hat; eine Folge des groben Experimentierens an diesem so empfindlichen Versuchsobjekt.

4. In den obenerwähnten Reflexbewegungen haben wir noch einen weiteren Umstand beobachtet, der hier besonders hervorgehoben zu werden verdient, d. i. die Erscheinung, dass besonders bei Anwendung von mechanischen Reizen die durch die augenblickliche Reflexbewegung vom Körper oder von den Extremitäten angenommene Lage nicht sofort nach Aufhören des Reizes korrigiert wird, sondern sie die Tendenz zeigt, eine gewisse Zeit noch zu bestehen, auch wenn diese Lage nicht der normalen Ruhelage des Frosches entspricht. Diese ungewöhnliche Lage wird aber sofort korrigiert, falls ein anderer künstlicher Reiz hinzutritt, der einen anderen Reflex auslöst.

5. Ein sonst maschinell auftretender, reflektorischer Bewegungenkomplex kann unterdrückt (gehemmt) werden, wenn ein zweiter Reiz hinzutritt, der durch das Zustandekommen des ersten Reflexes schädigend werden kann (Hemmung des beschriebenen Atemreflexes am Frosch durch Berührung der Atemritze), oder welcher unter den gewöhnlichen Umständen des Tierlebens mit der Zweckerreichung des ersten zusammenfällt (Beispiel der japanischen Tanzmaus).

Ehe wir in unsere Analyse über die Reflexerscheinungen im allgemeinen weiter gehen, müssen wir sehen, ob und inwieweit in der bisherigen Literatur die oben geäusserten Anschauungen gestützt werden. Wollte man einen ausführlichen Überblick aller hierhergehörenden Erfahrungen in ihrer geschichtlichen Entwicklung wiedergeben, so würde dies allzu weit führen. Es genügt mir deshalb, nur die allerwichtigsten Angaben und festgestellten Tatsachen andeutend zu erwähnen, und von diesen auch nur die ganz neuen, da man die älteren Erfahrungen in allen Lehr- und Handbüchern finden kann.

Im allgemeinen darf ich wohl sagen, dass die hier vertretene Anschauung über die allgemeinen Merkmale der Reflexvorgänge vielfache und weitgehende Stütze in den Tatsachen, die von anderen modernen Forschern festgestellt wurden, findet.

Was die höheren Wirbeltiere betrifft, so kommen hier vor allem die schönen eingehenden Untersuchungen von SHERRINGTON an seinem Rückenmarkshund in Betracht. Ich brauche hier nicht diese Untersuchungen und deren Ergebnisse ausführlich zu erwähnen; sie sind wohl, durch die Autorität des Namens bestärkt, mit Recht Gemeingut geworden; ferner hat neuerdings (140) SHERRINGTON selbst eine zusammenfassende Darstellung seiner Untersuchungen gegeben, obwohl bloss von einem einzigen Standpunkt aus. Er kommt dabei zu ganz ähnlichen Anschauungen, indem er z. B. ebenfalls bei den von ihm untersuchten Rückenmarksreflexen das enge Verhältnis zwischen der Reizqualität und der Reflexqualität ins rechte Licht setzt. Der von ihm am Bein des Hundes festgestellte Reflex zeigt ganz genau die nämlichen Eigenschaften wie der von mir oben am Frosch beschriebene Plantarreflex. Wird die Fusssohle eines Rückenmarkshundes leicht komprimiert oder irgendwie gespannt, so entsteht auf reflektorischem Wege eine rasche Ausstreckung des Beines; wird hingegen dieselbe Hautregion gestochen, so wird sofort das Bein zurückgezogen.

Auch PHILIPPSON (143) in seiner letzten zusammenfassenden Darstellung über die Autonomie und die Centralisation im Nervensystem der Tiere kommt sowohl auf Grund seiner eigenen Untersuchungen (Querdurchschneidung des Rückenmarks am Hunde und Affen; es bleiben noch

alle einfachen reflektorischen Bewegungen bestehen, die integrierende und wesentliche Bestandteile des normalen Gehens und Laufens der Tiere sind) wie auf Grund der bisherigen Erfahrungen, die er aus der Literatur summarisch erwähnt, etwa zu dem Schluss, dass die Koordination ein wesentliches Merkmal aller Reflexbewegungen darstellt, und dass sie nicht, wie man vielfach in den alten klassischen Anschauungen annahm, von gesonderten Centren vermittelt wird.

Die Physiologie des Centralnervensystems der Wirbellosen bietet, obwohl deren streng wissenschaftliche Bearbeitung seitens der Physiologen allerdings recht mangelhaft ist, weitere Anhaltspunkte zur Bestätigung der hier vertretenden Ansichten über die allgemeinen Merkmale der Reflexe.

A. Bethe (16, 23) hat eingehend physiologisch und anatomisch das Centralnervensystem von Carcinus maenas (einem marinen Taschenkrebs) untersucht, und die verschiedenen Reflexe, die man an ihm beobachten kann, ausführlich in verschiedenen Abhandlungen beschrieben. Von den von ihm erwähnten Reflexbewegungen will ich hier den folgenden Verteidigungsreflex erwähnen, weil er viele Ähnlichkeiten mit den Eigenschaften aufweist, die die oben beschriebenen Reflexe des Rückenmarksfrosches zeigen.

»Hält man«, so schreibt Bethe (16), »einen Carcinus am Bein fest, so antwortet er zunächst mit energischen Fluchtversuchen nach der entgegengesetzten Seite. Darauf stemmt er mit den benachbarten Beinen gegen die Hand an und zieht zu gleicher Zeit das gefasste Bein an. Bleibt dies erfolglos, so kommt die Schere derselben Seite hinzu und zwickt die Hand. Wenn auch das ohne Erfolg bleibt, so dreht er sich halb nach vorne herum, sodass auch die gekreuzte Schere an der Verteidigung Teil nehmen kann . . .« Hier sehen wir also genau dieselben Verhältnisse beim Ablauf der verschiedenen, immer komplizierter werdenden Reflexbewegungen infolge peripherischer, schädigender Reize wie am Rückenmarksfrosch, und zwar tritt als erste Stufe eine Reflexbewegung auf, die den gereizten peripheren Körperteil von der Reizursache zu entfernen sucht, und erst dann, beim Erfolglosbleiben dieser Bewegungen, treten Reflexe hinzu, die den Zweck erkennen lassen, die Reizursache direkt vom Körperteil wegzuschaffen.

Eine Erscheinung des Tierlebens vieler Arthropoden und sogar einiger niederer Wirbeltiere, die vielfach beschrieben und heute ziemlich eingehend aufgeklärt ist, verdient hier erwähnt zu werden, weil sie uns wiederum ein recht schönes Beispiel für die allgemeine Auffassung der Reflexvorgänge liefert. Die merkwürdige Erscheinung ist die sog. Autotomie oder Selbstverstümmelung. Sie besteht bekanntlich in der eigentümlichen Eigenschaft dieser Tiere, einen irgendwie geschädigten, stark gereizten, gequetschten etc. Teil (Bein) ihres Körpers durch eine

bestimmte Reflexbewegung an einem bestimmten Punkt zu brechen und ihn so zu eliminieren. Die Erscheinung ist fast bei allen Arthropoden (Krabben, Insekten) verbreitet und die bekannte Erfahrung der am Schwanz angefassten Eidechse, die sich von der Hand befreit, indem sie den abgebrochenen Schwanz zurücklässt, gehört wahrscheinlich hierher.

Die Autotomie ist ein beliebter Gegenstand von vielen Untersuchungen, manchmal auch vieler Spekulationen seitens der Zoologen und einiger Physiologen gewesen. Wir verdanken besonders L. FREDERICQ (8) die diesbezüglichen besten Erfahrungen, welche zur richtigen Erkenntnis dieser eigentümlichen Erscheinung als einfachen Reflexes führten.

Besonders an Krabben (Carcinus maenas und anderen) kann man die Selbstverstümmelung bequem beobachten. Nach den Untersuchungen von FREDERICQ wird die Verstümmelung des geschädigten Beines durch die Kontraktion eines bestimmten Muskels (des Extensor longus) vermittelt; dazu muss aber der Distalteil des abzubrechenden Gliedes gegen einen festen Gegenstand gestemmt werden, um der Tätigkeit der autotomisten Muskeln den genügenden Widerstand zu leisten. Dieser Stützpunkt wird entweder von einem toten naheliegenden Objekt dargestellt, oder sonst von einem anderen Bein des Tieres. Diesbezüglich ist die Beobachtung von MORGAN (93 bis) am Eupagurus zu erwähnen, welcher sich seiner Scheren bedient, um den Distalteil des geschädigten Beines anzupacken, und so ihm den erforderlichen Stützpunkt zu ermöglichen. Die Verstümmelung geschieht immer an einer bestimmten prädisponierten Stelle, die man auch von aussen erkennen kann, wo eine Membrana obturatoria die Blutung verhindert, die sicher entsteht, wenn die Zerbrechung an einer anderen Stelle geschieht.

Die Autotomie kann bei anderen Arthropoden andere Gestalt annehmen, sie ist aber im Grunde bloss ein zweckmäfsiger Reflex, der in die oben beschriebene zweite Reihe der Reflexe infolge schädigender Reize eingereiht werden kann, d. h. eine komplizierte Reflexbewegung, die das Ziel hat, die Reizursache vom Körper zu entfernen, allerdings wird in diesem Falle mit der Reizursache auch ein Teil des Körpers mit eliminiert, was aber bei diesen Tieren, die, wie wir sehen werden, die Fähigkeit haben, den eliminierten Teil zu regenerieren, von keinem allzu grossen Schaden ist. Dass die Selbstverstümmelung einfach ein Reflexvorgang, und zwar der zweiten Reihe unserer Einteilung ist, zeigen recht deutlich die folgenden Versuche von FREDERICQ, die ich hier mit seinen eigenen Worten wiedergeben will. Er richtete sich speziell gegen die Auffassung von FRENZEL (7), der damals interessante Angaben über die Autotomie mitgeteilt hatte, durch die er aber zu dem Schluss kam, dass man nicht im stande ist zu unterscheiden, ob der Autotomie ein rein reflektorischer Vorgang oder aber ein komplizierterer psychischer Vorgang zugrunde liegt. FREDERICQ hält

dagegen mit Recht für sicher, dass sie einfach einen Reflex darstellt und zwar aus folgenden Gründen:

»a) Die Autotomie gelingt noch bei geköpften resp. hirnlosen Tieren: Eidechsen ohne Hirnhemisphären (Fredericq 1888, Contejean 1890), Krabben ohne Schlundganglien, geköpfte Heuschrecken u. s. w.

»Das nervöse Centrum liegt also nicht in den Schlundganglien, wie es Prof. Frenzel bei den Dekapoden für wahrscheinlich hält, sondern ganz bestimmt ausserhalb dieser, nämlich im Bauchstrang, wie ich es in 1882 bewiesen habe. Bei den Eidechsen muss das Verstümmelungscentrum im Rückenmark versetzt werden (Contejean).

»b) Krabben, Spinnen, Heuschrecken, Eidechsen, die man einfach zurückhält, ohne die Glieder zu zerquetschen oder mechanisch zu reizen, befreien sich niemals durch Selbstverstümmelung. Reizt man in diesem Falle (mechanisch, thermisch, elektrisch oder chemisch) ein anderes als das gefangene Glied, so zerbricht nicht das gefangene, sondern das gereizte Glied, was dem Tiere von keinem Nutzen sein kann« (selbstverständlich bezieht sich Verf. hier auf die Selbstbefreiung; siehe unten).

»Klebt man z. B. eine Heuschrecke vorsichtig auf einem Stückchen Pflaster mittelst eines der Springbeine fest, so macht das Tier fruchtlose Bestrebungen, um sich los zu reissen, aber kommt niemals dazu, sich durch Absprengen des gefangenen Beines zu befreien. Reizt man das andere Springbein durch Hitze, konzentriert man z. B. die Sonnenstrahlen mittelst einer Linse auf ihre Oberfläche, so bricht es augenblicklich glatt ab. Wird das gefangene Bein auf gleicher Weise gereizt, so sprengt es auch ab, und jetzt erst wird das Tier befreit. Auch eine zwischen den Fingern beim Beine gefasste Heuschrecke lässt niemals, wie Prof. Frenzel behauptet, das festgehaltene Bein fahren, wenn man nur Sorge trägt, dasselbe nicht mechanisch durch Druck zu reizen.

»Ähnliche Experimente habe ich früher an Spinnen, Krabben, Eidechsen u. s. w. ausgeführt und beschrieben. Niemals habe ich wie Prof. Frenzel eine am Schwanz einfach festgehaltene (z. B. mittelst angeklebte Pflasterstückchen und Schnur) Eidechse durch Autotomie des Schwanzes entfliehen gesehen. Der Schwanz bricht nur, wenn man ihn zudrückt oder zerquetscht, was übrigens ohne besondere Aufsicht und einige Übung kaum zu vermeiden ist, wenn man das sich sträubende Tier einfach zwischen den Fingern beim Schwanz anfasst.

»Es fehlt also hier jede Spur einer willkürlichen oder vernünftigen Absicht. Es handelt sich vielmehr um die Wirkung eines präformierten, blinden nervösen Mechanismus, den Reflexzentren der höheren Tiere sehr ähnlich.«

In diesen Worten ist also die schönste Bestätigung unserer allgemeinen Auffassung der Reflexvorgänge enthalten; auch hier hängt das Zustande-

kommen dieses spezifischen Reflexes lediglich von Reizintensität und Reiznatur ab.

Sehr wahrscheinlich gehört hierher auch die bekannte Erscheinung bei einigen Echinodermen (z. B. Schlangenstern), welche, stark chemisch gereizt, ihre Arme selbst zerstückeln (144).

Auch die Autotomie besitzt andererseits alle Charaktere der Zweckmäfsigkeit: sie ist von Nutzen für das Tier. Zum besseren Verständnis dieser auf den ersten Blick kaum annehmbaren Behauptung muss man die Umstände erwähnen, erstens dass nur durch Autotomie alle diese Tiere die schädigende Reizursache entfernen können, zweitens dass dadurch eine gefährliche Blutung vermieden wird, drittens dass alle diese Tiere ausnahmslos die Fähigkeit haben, die verloren gegangenen Glieder zu regenerieren. In dieser Hinsicht verdient hier die jüngst erschienene Abhandlung von E. Bordage, einem Zoologen, (142) über die Autotomie und Regeneration bei verschiedenen Arthropoden erwähnt zu werden. Nach einer historischen Zusammenstellung der vorherigen verschiedenen Arbeiten über die Autotomie im allgemeinen teilt er eigene Untersuchungen mit, die besonders an einigen Exemplaren der sonst durch ihre Mimikry weit bekannten Phasmiden (Orthopteren) angestellt wurden. Es ist von Interesse, die Art und Weise zu erfahren, wie der Verfasser zur Beobachtung der Autotomie bei diesen Insekten zum ersten Mal kam.

»La façon,« schreibt Bordage, »dont me fut révélée, chez ces Phasmes, la possibilité de l'autotomie est assez curieuse.

»Etant parvenu à me procurer, pour la première fois, quelques-uns de ces remarquables Orthoptères, j'en laissai un par mégarde sur une table de laboratoire, au Musée de Saint-Denis-de-la-Réunion. Quelques instants après ..... une énorme femelle de Monandroptera inucans gisait sur le dos. Il se debattait violemment et avait perdu ses deux membres antérieurs que des Fourmis charriaient. Je vis que d'autres Fourmis s'etaint attaquées à un troisième membre, lequel se sépara spontanément du corps, sous mes yeux.«

Diese Beobachtung ist aber wertvoll für die richtige Erkenntnis der biologischen Bedeutung der Selbstverstümmelung, die Fredericq als Verteidigungsreflex auffasst. Bordage bestätigt indessen die Ergebnisse von Fredericq: auch bei diesen Orthopteren konnte er Autotomie künstlich erzielen, sowohl durch starke mechanische, wie durch thermische Reize. Der Biss der Ameisen veranlasst aber die Autotomie, nach ihm, durch chemische Reize ihres Giftes. Es genügt manchmal der Biss einer einzigen Ameise, damit das gereizte Bein sofort durch Autotomie eliminiert wird, denn »lorsque l'autotomie est produite par la morsure des Fourmis, elle est bientôt suivie d'hémorragie, si le Phasme n'arrive pas à se soustraire

rapidement à ses agresseurs: les mandibules de ces dernières perforant et arrachant en peu d'instants la membrane hémostatique«.

Nun haben seine darauffolgenden Untersuchungen über die Regeneration der eliminierten Glieder bei diesen Insekten ergeben, dass »après autotomie, les phénomènes de régénération se manifestent d'une façon très nette«; ja sogar »les expériences que j'ai entreprises . . . . indiquent qu'il existe une relation entre la fréquence des mutilations et la puissance régénératrice«.

In der Autotomie lernen wir also eine reflektorische Einrichtung kennen, die alle Merkmale der am Rückenmarksfrosche wahrgenommenen Reflexvorgänge aufweist. Sie ist in der Tat eine maschinell auftretende Reflexbewegung, die mit der Reiznatur und der Reizintensität in direktem Zusammenhang steht, und welche eine biologische Bedeutung für das Tier hat (sie ist zweckmäfsig) und ihr normaler Ablauf wird durch die Centren vermittelt, wo die afferenten Bahnen der entsprechenden Reizung anlangen und die efferenten Bahnen ausgehen.

Die sogen. Totenstellung vieler Wirbellosen dürfte ebenfalls als »tonischer Reflex« alle diese allgemeinen Merkmale aufweisen; da diese Erscheinung aber nicht genügend seitens der Physiologen bisher analysiert wurde, so genügt es hiermit auf sie hingedeutet zu haben.

In einem anderen Gebiete von ebenfalls durch das Centralnervensystem reflektorisch geregelten Zellentätigkeiten finden wir weitere Anhaltspunkte zur Bestätigung der Annahme der Hauptbedeutung der peripheren Reize beim Zustandekommen bestimmter Reflexe. Ich meine die in den letzten Zeiten besonders durch die hervorragenden Arbeiten Pawlows und seiner Schüler zutage geförderte Bedeutung des Zentralnervensystems bei den verschiedenen Sekretionsvorgängen. Nunmehr steht danach die Tatsache fest, dass beim normalen Tiere und Menschen jede Sekretion als ein Reflexakt aufzufassen ist. Besonders beim Studium der reflektorischen Mechanik der Speichelsekretion am Hunde konnte man die ausschlaggebende Bedeutung der peripheren Reize ermitteln.

Ich brauche hier nicht ausführlich darauf einzugehen, weil Pawlow selbst verschiedene Zusammenfassungen (127) seiner Beobachtungen gegeben hat. Danach zeigt die reflektorisch hervorgerufene Speichelsekretion eine geradezu wunderbare Zweckmäfsigkeit in Bezug auf die Natur der sie veranlassenden verschiedenen Reize. Grade in diesem Gebiete findet man die schönsten Beweise zur Bestätigung der obigen Annahme, dass alle normalen Reflexvorgänge die Merkmale der Anpassung und der Zweckmäfsigkeit ausnahmslos tragen, indem sie alle eine biologische Bedeutung für das Tier besitzen.

Speichelsekretion kann aber reflektorisch hervorgerufen werden, nicht bloss durch direkte Reize der Mundschleimhaut, sondern auch durch Reize, die man auf die Sinnesorgane (z. B. Auge) des Hundes einwirken lässt. Diese letztere Speichelsekretion, die PAWLOW ebenfalls mit Recht als Reflexakt auffasst, wurde von ihm eine Zeitlang »psychisch« genannt. Er betont aber ausdrücklich, dass er mit diesem Namen garnicht die gewöhnlich darunter verstandenen »subjektiven« Erscheinungen meinen will, sondern rein die »objektiven« Vorgänge, die man durch periphere Reizungen der Sinnesorgane in der Speichelsekretion beobachtet. Um jedes Missverständniss zu vermeiden schlägt er neuerdings mit Recht vor, das Wort »psychisch» durch das Wort »komplizierte nervöse Erscheinungen« zu ersetzen. Er sieht vollkommen ein, dass man bei der Physiologie des Centralnervensystems und der Sinnesorgane alle »psychologische, subjektive« Begriffe verwerfen muss, wenn man auf dem Boden der experimentellen Physiologie verbleiben will.

Im Studium der Erscheinungen der reflektorisch durch Reize an Sinnesorganen hervorgerufenen Speichelsekretion findet man wichtige Tatsachen für die allgemeine Physiologie der Reflexe. Ich will hier, an der Hand der von PAWLOW beschriebenen Beobachtungen nur darauf hinweisen, wie man leicht durch interferierende Reize Bahnung oder Hemmung der Speichelsekretion herbeiführen kann.

»Or«, sagt PAWLOW (127), »l'action des phénomènes même, insignifiants, mais liés d'une façon ou de l'autre à l'acte de manger, ou à l'introduction dans la cavité buccale de substances rejetées par l'animal, augmente immédiatement ou rétablit la réaction salivaire«.

Andererseits konnte man, besonders wenn das Tier zu gleicher Zeit motorisch erregt war, den Speichelreflex vollkommen unterdrücken.

»Dans les expériences du Dr. BABKINE, le chien était amené à un état d'excitation motrice très prononcée (tremblement de tout le corps), soit par des excitations intenses des yeux et des oreilles (coups frappés à la cloison de la chambre voisine, éclairage intense de la chambre qui était auparavant obscure), soit par des excitations tout à fait nouvelles pour lui (sons d'une trompette ou d'un grammophone dirigés de son côté). On produit un réflexe essentiel, par exemple, avec de la poudre de viande. On s'attend à un réflexe relatif fort. Mais auparavant le chien est excité musculairement d'une façon très intense par les moyens sus-indiqués. Immédiatement après le réflexe relatif descend à zéro«.

Hemmung und Bahnung eines bestimmten Reflexaktes können also durch hinzutretende periphere Reize hervorgerufen werden: sie können mithin in diesen Fällen als Reflexvorgänge im allgemeinen aufgefasst

werden, und als solche tragen sie die Merkmale der Anpassung und der Zweckmäfsigkeit, indem sie wiederum eine bestimmte biologische Bedeutung für das Tierleben besitzen. Sie stellen ihrerseits allgemeine Eigenschaften der Tätigkeit des normalen Centralnervensystems dar, sofern sie eine zweckmäfsige Reaktion seitens des Organismus auf die verschiedenen Verhältnisse der äusseren Umgebung ermöglichen.

3. Die „biologische" Bedeutung der Reflextätigkeit.

Aus alledem kann man im allgemeinen den Reflexvorgang folgendermafsen definieren: eine geeignete zweckmäfsige prädisponierte Reaktion von peripheren Gebilden resp. Funktionen (Muskeln resp. Drüsen: Bewegungen resp. Sekretionen), durch die Tätigkeit des Centralnervensystems vermittelt und geregelt, von bestimmten peripheren Reizen ausgelöst. Man kann bei den verschiedenen Tieren verschiedene solche Reflexmechanismen feststellen: sie lassen aber alle ausnahmslos eine biologische Bedeutung erkennen, indem sie in direktem Verhältnisse zur Selbsterhaltung des Individuums oder der Rasse stehen. Die Fragen, wie diese Mechanismen zum erstenmale aufgetreten sind und dann weiter bei der Nachkommenschaft derselben Spezies immer unverändert wiederkehren, können durch die biologische Gesetze der Auslese und der Vererbung einigermafsen leicht beantwortet werden: sie liegen jedenfalls ausserhalb des engen Rahmens meines Themas. Dass übrigens bestimmte Reflexe vererbt werden können, zeigen viele alltäglichen Erfahrungen, wie z. B. der Saugreflex des Säuglinges.

Zur genauen Definition des Wortes Zweckmäfsigkeit muss ich aber, um jedes Missverständnis zu vermeiden, noch etwas hinzufügen. Die Teleologie, wie sie früher und noch heute von vielen hochmodernen Naturphilosophen zur Erklärung der biologischer Tatsachen in die Diskussion herangezogen wird, unter Annahme eines durch eine unbekannte und nicht zu erforschende Kraft prädisponierten Bau- und Funktionsplanes der Organismen, will ich mit dem Worte Zweckmäfsigkeit gar nicht meinen. Das Wort soll bloss den Umstand bezeichnen, dass z. B. die Reflexbewegungen zu einem bestimmten Ziel koordiniert sind, sodass die dadurch entstehende Bewegung (oder Sekretion) in einem bestimmten Zusammenhang mit der Reiznatur steht. Diese Reaktionen lassen immer eine biologische Bedeutung für das Tierleben erkennen, sofern sie ihm unter gewöhnlichen (nicht aber unter allen) Umständen von Nutzen sind, d. h. zur Selbsterhaltung des Individuums oder der Spezies direkt dienen.

Dies entspricht genau den normalen Verhältnissen des natürlichen Lebens der einzelnen Tiere; damit ist aber gar nicht gesagt, dass die Reflexe immer und unter allen Umständen dem Organismus von Nutzen sind. In der angegebenen Weise sind die Reflexe entstanden, aber es gibt andererseits in der Natur gar keinen einzigen so vervollkommneten Organismus, der imstande ist, durch immer höher getriebene Differenzierung seines Centralnervensystems allen Gefahren und allen Feinden im Kampf ums Dasein durch zweckmäfsige entsprechende Reflexe zu entkommen. Manchmal ist sogar der mit maschineller Sicherheit auf bestimmten Reiz hin auftretende Reflex gerade die Ursache des Unheils. In dieser Hinsicht ist das bekannte Beispiel der kleinen Fische recht lehrreich, die vom Lophius piscatorius oder Uranoscopus scaber (Teleostier) mit einer Vorrichtung gefangen werden, welche ganz derjenigen der Angelfischer durch Köder ähnlich ist, oder das noch bekanntere Beispiel des Abendschmetterlings, der vom Licht der Lampe reflektorisch gereizt, der Lampe so nahe fliegt, dass er sich dadurch verbrennt. Diesbezüglich sei hier noch ein Reflex aus dem Menschenleben erwähnt, den ich an einer stillenden Frau beobachten konnte. Wenn das Kind an die eine Brust angelegt wurde und gierig zu saugen begann, besonders bei reichlicher Füllung der Milchdrüsen, erfolgte auch an der anderen Brust spontan ein reichlicher Austritt von Milch. Hier handelt es sich offenbar um einen Reflex, durch welchen die durch das Saugen (adäquater, spezifischer Reiz) bedingte Reizung der einen Brust einen Milchfluss auch auf der Gegenseite veranlasste, sei es durch Erhöhung der sekretorischen Tätigkeit, sei es durch Auslösung einer Kontraktion der glatten Muskelfasern der Milchgänge, wodurch die in diesen angesammelte Milch herausgepresst wird. Man konnte aber leicht feststellen, dass der angegebene Reflex besonders stark an der gesaugten Brust vorhanden war — es genügte, einen Augenblick das Kind von der Warze zu entfernen, um zu sehen, dass ein wirklicher Milchstrahl aus dieser Brust herausfloss. Auch hier haben wir also einen Reflexvorgang, der ebenfalls die Merkmale der Zweckmäfsigkeit und einer biologischen Bedeutung deutlich erkennen lässt. Zu gleicher Zeit sehen wir aber, dass unter Umständen (starke Füllung der Milchdrüsen) derselbe Reflexvorgang doch im Grunde unzweckmäfsig wird, wenn er durch Ausbreitung auf die Gegenseite einen unnützen Milchfluss in der anderen Mamma hervorruft, an der nicht gesaugt wird.

Dass ein zweckmäfsiger und zu einem geeigneten Bewegungskomplex geordneter Reflex unter abnormen Umständen gerade ganz unzweckmäfsig werden kann, zeigt uns übrigens auch der beschriebene Fall des Frosches, dem man die Nasenlöcher verstopfte.

Es versteht sich dann ganz von selbst, dass, wenn man künstliche Reizungen an Stelle der peripheren Nervenendigungen (welche die normalen

Organe darstellen, die zur Aufnahme der Reize bestimmt sind) auf den afferenten Nerven selbst wirken lässt, man überhaupt gar keine koordinierten Reflexbewegungen erzielen kann. Sehr häufig aber pflegen die Physiologen z. B. den centralen Stumpf des N. Ischiadicus eines Rückenmarksfrosches künstlich zu reizen, um Reflexe zu studieren; will man wirklich die allgemeinen Eigenschaften und die Funktionen der Reflexe selbst untersuchen, dann ist diese Methode grundfalsch. Denn man hat hier einen integrierenden Bestandteil des Reflexorgans künstlich ausgeschaltet, d. h. die peripheren Nervenendigungen, die unter normalen Bedingungen gerade die Reize aufnehmen. Die Methode ist hingegen richtig und fruchtbar, wie wir sehen werden, wenn man die Tätigkeit des Centralnervensystems, d. h. die Eigenschaften eines Teiles des Reflexorgans, also den Reflexvorgang selbst analytisch untersuchen will.

Auf diese Weise ist die bisher in der Physiologie weit verbreitete Anschauung entstanden, dass die Reflexe nicht als zweckmäfsige Vorgänge aufzufassen sind, und so ist überhaupt der Umstand zu erklären, dass man so lange die Bedeutung der Reize beim Zustandekommen bestimmter Reflexe verkannt hat.

Zur richtigen Erkenntnis der wahren biologischen Bedeutung der Reflexvorgänge muss man immer darauf Rücksicht nehmen, sie möglichst unter normalen, d. h. natürlichen Bedingungen des betr. Tieres zu betrachten oder künstlich hervorzurufen. Dass der Abendschmetterling seinem Lichtreflex zum Opfer fällt, daran ist der Mensch selbst schuld, denn der Schmetterling findet nirgends in seinem Leben eine Lichtquelle, die ebenfalls eine so starke Wärmequelle ist, wie unsere Petroleumlampe; dass der Frosch sich nicht von der Atemluft befreien kann, wenn man ihm die Nasenlöcher verstopft, ist ebenfalls dadurch erklärlich, dass er in der Natur vermutlich niemals Verstopfung der Nasenlöcher erleidet usw. Das Aufbinden, geschweige die traumatischen Operationen an den Tieren, wirken bekanntlich alle als stark interferierende Reize, die wohl als Hemmungs- oder Bahnungsimpulse des untersuchten Reflexvorganges, z. B. der reflektorischen Speichelsekretion, störend wirken können. Das alles hat man oft in den älteren diesbezüglichen Untersuchungen nicht beachtet, wegen der allgemeinen Vernachlässigung der grossen Bedeutung der peripheren Reize für die Tätigkeit des Centralnervensystems.

Auch die Unzweckmäfsigkeit des so eingehend untersuchten sogen. Kniephänomens, falls man es als Reflexvorgang deuten soll, könnte durch den Umstand seiner künstlichen abnormen Erzeugung erklärt werden.

Fassen wir nun alles zusammen, was bis jetzt dargelegt wurde, so kommen wir zu den folgenden Schlüssen.

Unter Reflex oder reflektorischen Vorgang verstehen wir eine Veränderung oder eine Reihe von Veränderungen in den peripheren Gebilden (Muskeln und Drüsen, Bewegungen und Sekretionen), durch entsprechende Tätigkeit der zugehörenden Partien des Centralnervensystems hervorgerufen und geregelt, infolge der Einwirkung bestimmter peripherer Reize. Die so reflektorisch entstehenden Bewegungen oder Drüsenabsonderungen stehen in ihrem Umfang und Ablauf in einem gewissen Zusammenhang mit den äusseren sie bedingenden Reizen, derartig, dass harmonische Handlungen entstehen, die immer eine biologische Bedeutung zur Selbsterhaltung des Individuums oder der Spezies (geschlechtliche Reflexe) besitzen. Infolgedessen gewinnt die Betrachtung der Natur, Intensität und Dauer der peripheren Reize eine wesentliche Bedeutung bei der Lehre vom Zustandekommen der verschiedenen reflektorischen Handlungen eines Organismus.

So kann man lediglich nach den Reizmerkmalen die verschiedenen Reflexe eines Tieres einteilen; einen Versuch einer solchen Einteilung haben wir oben (Seite 22 folg.) angegeben.

Wir betrachten hier als Reflexe nicht bloss die Bewegungen oder die Sekretionen, welche nur vom Rückenmark auf periphere Hautreize hin vermittelt werden, sondern auch alle diejenigen Handlungen, die infolge peripherer Reize entstehen, mithin auch diejenigen, welche durch die höheren Sinnesorgane (Auge, Ohr etc.) vermittelt werden. Denn es gibt gar keinen triftigen Grund, die letzteren Vorgänge von den ersteren prinzipiell zu unterscheiden; es gibt dagegen schwerwiegende Gründe zur Annahme, dass die Sinnesorgane nur als Differenzierungen aus den allgemeinen Reiz perzipierenden Organen (Haut) sich entwickelt haben, um speziell eine bestimmte Reihe von Reizen (Licht, Schall etc.) aufzunehmen und dementsprechend sie dem Centralnervensystem zuzuführen. Mit der immer weitergehenderen Entwickelung der peripheren Sinnesorgane geht pari passu die Entwickelung der mit ihnen verbundenen vorderen Teile des Centralnervensystems (Gehirn der Vertebraten, Oberschlundganglion der Wirbellosen).

Wirken nun zwei oder mehrere periphere Reize (z. B. der eine durch die Haut, der andere durch das Auge) zusammen, so kann immer nach der biologischen Bedeutung für den Organismus ein bestimmter Reflex entweder gehemmt oder gefördert (Bahnung) werden.

Hört der periphere Reiz auf, der eine bestimmte Reflexbewegung herbeigeführt hat, so bleibt für eine gewisse Zeit noch die aufgenommene Stellung des Tierkörpers bestehen (Nachwirkung), welche sofort verschwindet, falls ein neuer wirksamer Reiz hinzukommt. Durch diese allgemeine Eigenschaft des Centralnervensystems können die von VERWORN beschriebenen »tonischen Reflexe« (11), sowie die von ihm bei der

sogen. Hypnose der Tiere beobachteten eigentümlichen Erscheinungen (27) erklärt werden.

Dadurch gelangen wir zur Erkenntnis der Bedeutung des Centralnervensystems für alle Organismen, die es als centrales Verwaltungsorgan besitzen, und welches ein harmonisches und geeignetes Gegenwirken der Tierkörper auf die schädlichen oder nützlichen äusseren Einflüsse (Reize) vermittelt.

»Durch die centrale Verwaltung,« schliesst mit Recht Verworn (Allgem. Physiol., 4. Aufl.', »aller Funktionen des ganzen Organismus im Nervensystem allein ist es möglich, dass der Zellenstaat des Tierkörpers sich in so weitgehender Weise differenzieren konnte. Nur wenn im geeigneten Augenblick dieses oder jenes Organ in Tätigkeit tritt oder in Ruhe bleibt, nur wenn in zweckmäfsiger Weise dieses oder jenes Organ auf eine Einwirkung an dieser oder jener Körperstelle reagiert, nur wenn in feinster Harmonie diese und jene Zellen, Gewebe, Organe zusammenwirken, kann sich ein so überaus komplizierter Mechanismus entwickeln, wie wir ihn im Zellenstaat der Wirbeltiere und vor allem des Menschen vor uns haben.«

4. Die angebliche „automatische und psychische" Tätigkeit des Centralnervensystems.

Wir haben bisher die Lebenstätigkeit des Centralnervensystems nur als Reflextätigkeit betrachtet: im grossen und ganzen haben wir gesagt: die allgemeine Funktion des Centralnervensystems besteht allein darin, geeignete und koordinierte Reflexe zu vermitteln. Durch diese Voraussetzung können wir zwar bei der biologischen Untersuchung der lebenden Organismen auskommen und alles befriedigend erklären. Die Physiologen haben sich aber nicht begnügt, dem Centralnervensystem bloss diese Funktion zuzuschreiben: denn man findet in allen Lehrbüchern und Abhandlungen erwähnt, dass die Tätigkeit des Centralnervensystems sich nicht nur als Reflextätigkeit äussert, sondern auch als wenigstens zwei andere verschiedene Tätigkeiten, d. h. als automatische und psychische Tätigkeit.

Was die psychische Tätigkeit des Centralnervensystems betrifft, so haben wir schon oben Gelegenheit gehabt, unsere entschieden ablehnende Meinung zu äussern.

Die Frage nach der Beziehung zwischen Leib und Seele, zwischen rein subjektiven Erscheinungen und rein objektiven Vorgängen kann nicht in der Physiologie als Zweig der übrigen objektiven experimentellen Wissenschaften aufgefasst, aufgestellt und behandelt werden: die Frage gehört zum Gebiete der reinen Philosophie und zwar zum Gebiete der Erkenntnistheorie. Wollen wir in unserer Wissenschaft auf dem festen Boden der objektiven Wissenschaften bleiben und uns nicht den Gefahren

der Widersprüche, Missverständnisse, Dunkelheiten und Enttäuschungen aussetzen, so müssen wir besondere Sorge dafür tragen, dass wir in unseren theoretischen Auffassungen nur Begriffe anwenden, zu denen man bloss durch rein objektive Beobachtungen der Lebenserscheinungen gelangen kann. Grade aus diesem Grunde halte ich alle solche Definitionen des Reflexes nicht für richtig, welche eine gegensätzliche Beziehung zwischen den Reflexakten und den Willensakten fordern: damit fügt man künstlich einen Faktor x hinein, den Willen, welchen man bloss durch subjektive Wahrnehmung kennt und der niemals physiologisch objektiv erklärt werden kann.

Was die Automatie anbelangt, so müssen wir zunächst einen genauen Begriff davon gewinnen, was man eigentlich mit diesem Worte meinen will.

Im grossen und ganzen versteht man unter automatischen Bewegungen jene Bewegungen eines Tieres, die nicht auf periphere Reize hin, sondern durch autochtone Tätigkeit des Centralnervensystems entstehen.

Es würden also Bewegungs-(oder Sekretions-)erscheinungen zur Beobachtung kommen, die in gar keinem Zusammenhang mit den äusseren Einflüssen stehen, und deren Ablauf bloss, etwa auf Grund einer innewohnenden Eigenschaft und präformierten Einrichtung der Centren, durch eine Reihe sich selbstentladender Erregungen herbeigeführt werden.

Man erkennt sofort, dass eine solche automatische Tätigkeit in einem prinzipiellen Widerspruch steht mit der von uns bisher beschriebenen Reflextätigkeit der Centren und dass eine solche Automatie als ein Deus ex machina mit der allgemeinen Funktion des Centralnervensystems, durch entsprechende Reaktionen den äusseren Einflüssen passend zu antworten, kaum vereinbar ist.

Es ist deshalb angezeigt, hier die Hauptversuche zu erörtern, auf Grund deren die Theorie von der Automatie der Centren aufgestellt wurde, um zu sehen, ob man wirklich zur Annahme einer solchen Automatie dadurch gezwungen ist.

In dieser Hinsicht ist zunächst der Umstand recht lehrreich, dass mit der Weiterentwicklung unserer Wissenschaft die Zahl der zuerst als automatisch aufgefassten Bewegungen sich immer mehr verringert hat. Man fasste z. B. (Joh. Müller) als automatische Bewegung den Muskeltonus und den Tonus aller Sphinkteren, sowie den Blutgefässtonus auf, welche man bekanntlich nunmehr auf Grund eingehenderer Untersuchungen als lediglich reflektorischer Natur betrachtet.

Heutzutage sind eigentlich nur die Atembewegungen geblieben, in denen man noch die Automatie der Centren zu erblicken glaubt, und zwar stützt man sich bei dieser Annahme auf der Erfahrung, dass die Atembewegungen garnicht zum Stillstand gebracht werden durch Abtrennung Atemcentren der von möglichst allen peripheren Reizen und Einflüssen.

Abtragung des Grosshirns und der höher liegenden Centralteile, Durchschneidung des Rückenmarks unterhalb des Austrittes der motorischen Atemnerven, Durchschneidung der afferenten Nervenfaser der Lungen führen zwar eine tiefgehende Veränderung im normalen Atemrhythmus herbei, beseitigen ihn aber durchaus nicht vollständig. Daraus der scheinbar einzig mögliche Schluss, dass die Atembewegungen wesentlich durch automatische Tätigkeit der Centren entstehen.

Dieser Schluss aber scheint auf Grund neuerer Untersuchungen garnicht so sehr berechtigt, denn bei diesen Versuchen der möglichst absoluten Ausschaltung der Atemcentren von äusseren reflektorischen Einflüssen vergass man ganz eine Reihe von centripetalen Nerven, von denen man a priori schon erwarten sollte, dass sie keine geringe Rolle bei dem Atmungsmechanismus spielen. Dies sind die afferenten Nerven der Atemmuskeln. Was für eine grosse Bedeutung den centripetalen Muskelnerven bei allen koordinierten Reflexbewegungen zukommt, haben doch Sherrington, Hering (jun.), Verworn u. a. zur Genüge gezeigt. Es wäre doch sehr überraschend gewesen, wenn die centripetalen Nerven der Atemmuskeln bei den so zweckmäfsig geordneten Atembewegungen keine Rolle gespielt hätten. Das ist aber nicht im geringsten der Fall. Denn es haben alle diesbezüglichen modernen Untersuchungen gezeigt, dass bei den Atembewegungen in Übereinstimmung mit den übrigen komplizierten Reflexbewegungen die Koordination reflektorisch stattfindet. Ausserdem aber scheint hier der reflektorische Mechanismus der Koordination noch weiter zu gehen, sofern jede Tätigkeitsphase (Inspiration und Exspiration) die nächstfolgende antagonistische Phase reflektorisch hervorruft. So konnte ich (109) am Kaninchen experimentell nachweisen, dass eine künstlich herbeigeführte tetanische Extrakontraktion des Zwerchfells (durch direkte elektrische Reizung) reflektorisch auf dem Wege der afferenten Phrenicusfasern eine Verengerung der Nasenlöcher, die ein reiner exspiratorischer Akt ist, hervorruft.

Ich schrieb damals folgendes:

»Wenn man nun während dieser künstlich durch Reizung verursachten längeren Zusammenziehung des Zwerchfelles die Nasenatembewegungen beobachtet, so sieht man deutlich, dass im engen Zusammenhang mit der Zwerchfellkontraktion folgender Vorgang sich abspielt. Zu Anfang der künstlich hervorgerufenen Zusammenziehung werden die Nasenflügel, wie immer bei jeder normalen Inspiration, stark erweitert, aber bald darauf werden sie verengert, ja manchmal gänzlich geschlossen, und in dieser Stellung bleiben sie, wie lange auch die Zusammenziehung des Zwerchfelles dauern mag .... Wir haben also einen Atemreflex vor uns, der seiner Natur nach ganz der Selbststeuerung der Atmung durch den Lungenvagus entspricht,

wie sie von Hering und Breuer nachgewiesen worden ist, nur mit dem Unterschied, dass die Erregung hier nicht durch den Vagus, sondern durch die centripetalen Fasern des Phrenicus verläuft.«

Ganz ähnliche Versuchsergebnisse erzielten nun, unabhängig von mir, Mislawsky (66) und R. Du Bois-Reymond und Katzenstein (67).

Mislawsky fand auf Grund von Lurias Untersuchungen folgendes:

»Une excitation du centre tendineux du diaphragme determine un arrêt exspiratoire du thorax.«

»L'excitation du bout périphérique du nerf phrénique, en déterminant une contraction du diaphragma, produit une arrêt exspiratoire du thorax.«

Also auch hier eine Inspirationsbewegung (Zusammenziehung des Zwerchfells) hat zur Folge eine Exspirationsstellung des Thorax. Mislawsky behauptet ferner, dass diese Reflexe nach Vagidurchschneidung aufhören, was mir eigentlich befremdend erscheint.

R. Du Bois-Reymond und Katzenstein (67) fanden am Hunde, bei dem sie die konkomitierenden Atembewegungen der Stimmritze beobachteten, dass dieselben auch bei doppelseitigem Pneumothorax, also bei kollabierten Lungen hervorgerufen werden können, indem jede Kompression des Thorax (Exspiration) eine Verengerung und jedes Nachlassen (Inspiration) eine Erweiterung der Stimmritze veranlasst. Die Verfasser schlossen daraus, dass es sich hier um Reflexe handelt, welche von der Thoraxlage ausgelöst werden, d. h. vornehmlich von den Nerven der Atemmuskeln. Hierin ist aber bloss die reflektorische Natur der Koordination der entsprechenden Atembewegungen an den verschiedenen Körperteilen zu erkennen. Sie haben aber im Verlauf ihrer Versuche eine ganz andere Beobachtung gemacht, die mir für die hier vertretene Auffassung ungemein wichtig erscheint, weil sie vollkommen den oben geschilderten Atemreflexen entspricht. Sie wollten nämlich sehen, wie sich die konkomitierenden Atembewegungen der Stimmbänder bei künstlicher Reizung des Zwerchfells verhielten. »In dieser Beziehung«, sagen sie, »ergab sich zunächst, dass bei tetanischer Reizung eines oder beider Phrenici auch die Stimmlippen bewegt, und zwar adduziert[1]) werden. Die Bewegung des Zwerchfells ging der des Kehlkopfes um einen merklichen Zeitraum voraus. Bei länger dauernden Reiz trat dauernde Schliessung der Stimmritze ein.« Da die Adduktion der Stimmbänder und Glottisschluss eine reine exspiratorische Bewegung ist, so sehen wir auch hier ganz deutlich, dass eine künstlich hervorgerufene längerdauernde Zwerchfellskontraktion (Inspirationsakt) einen echten Exspirationsakt reflektorisch hervorruft, mit anderen Worten genau dasselbe, was ich an Bewegungen der Nasenlöcher der Kaninchen beobachtet

[1]) Von mir gesperrt.

habe. R. Du Bois-Reymond und Katzenstein heben nicht die Wichtigkeit dieses Ergebnisses gegen die Theorie der Automatie der Atemcentren hervor, da ihr Versuchsplan ein ganz anderer war. Sie suchen dann Beweise zu liefern, dass dieser Reflex durch die Vagi vermittelt wird, doch sind ihre Beweise garnicht einwandsfrei, ja sie heben geradezu viele Umstände hervor, die dafür sprechen, dass auch hier ebenfalls die centripetalen Phrenicusfasern die Hauptrolle spielen.

Wir können also schliessen, dass es auch für die Automatie der Atemcentren gar keinen stichhaltigen experimentellen Beweis gibt, dass vielmehr manche Versuche dafür sprechen, dass auch sie reflektorisch ihre Impulse vermitteln. In dieser Hinsicht und um zu zeigen, wie wenig Klarheit über diesen Gegenstand bei den Physiologen herrscht, will ich hier noch einige Versuche und Beweise erwähnen, die von einigen Forschern zur Stütze der Automatie angegeben werden.

Tigerstedt schreibt z. B. in seinem Lehrbuch der Physiologie (III. Auflage):

»Die Bedeutung der automatischen Reizung des centralen Nervensystems (und der peripheren Organe) ist zur Zeit unmöglich exakt darzustellen . . . .«

»Die durchgreifende Bedeutung der automatischen Reizung lässt sich aber unschwer nachweisen. Wenn man versucht, den Atem zu halten, so kann man $^1/_2$ Minute, 1 Minute, vielleicht auch mehrere Minuten lang damit aushalten. Trotz der gewaltigsten Willensanstrengungen ist es aber nicht möglich, mit der Atmung vollständig aufzuhören, denn der Trieb dazu wird allmählich so stark, dass er den kräftigsten Willen überwindet. Diese starke Erregung des Atmungscentrums findet durch die im Blut und in der Gewebsflüssigkeit in reichlicher Menge gesammelten Zersetzungsprodukte statt.« Dies ist aber, fügen wir hinzu, gar keine besondere Eigenschaft der »automatischen« Reizung, denn es gibt wohl bekanntlich ebenso, ja noch mehr gebieterische Reflexakte (Harn- und Kotentleerung, Samenejakulation) im menschlichen Organismus, die man garnicht durch den stärksten Willen unterdrücken kann.

Ein anderes bezeichnendes Beispiel liefert uns Pompilian (30, 31, 32, 33, 53), der sich vielfach mit der Automatie der Nervzellen beschäftigt hat. Zu seinen Untersuchungen benutzt er einen Käfer (Dytiscus marginalis), dem er den Kopf abschneidet; er beobachtet dann an den Extremitäten dieses verstümmelten Tieres eigentümliche Perioden von spontan auftretenden Bewegungen, die er ohne weiteres für automatisch hält. Dass hier das Wort gar nicht in dem Sinne angewendet wird, wie es allgemein in der Physiologie zur Bezeichnung von nervöser Tätigkeit, die von peripheren Reizen, und deshalb von afferenten Bahnen völlig unabhängig entsteht, sonst gebraucht wird, liegt auf der Hand. Denn Pompilian hat

bei seinen Untersuchungen die afferenten Bahnen, welche die peripheren Reize zum Bauchmark des Tieres führen, gar nicht ausgeschlossen. Auch beim Rückenmarksfrosch kann man gelegentlich solche Bewegungen beobachten, die scheinbar ganz spontan d. h. ohne deutlichen peripheren Reiz auftreten. Man darf sie aber gar nicht als »automatisch« auffassen, denn es können immer durch periphere sonst nicht so ohne weiteres wahrnehmbare Reize bedingt werden. Wir werden unten sehen, dass tatsächlich solche spontane Bewegungen völlig zum Verschwinden gebracht werden können, wenn man alle Vorsichtsmafsregeln trifft, die jegliche äusseren peripheren Reize ausschliessen.

Derselbe Einwand gilt immer bei allen solchen Untersuchungen am Centralnervensystem von Tieren, die zur Untersuchung der Erscheinungen (graphische Methode) in abnorme Stellungen gebracht und fixiert werden. Unter diesen Umständen vergisst man gewöhnlich, dass die angewendete Fesselungsmethode schon an sich eine Reihe Reize untrennbar mitbringt, die sich während der Untersuchungen geltend machen, indem sie Bewegungen reflektorisch auslösen, die den Zweck erkennen lassen, den Körper vom Halter zu befreien, und die man als spontan aufzufassen geneigt ist, weil man die Reizursachen übersieht. So können wir nicht mit Sergi (137, 138, 139) als automatisch jene Muskelbewegungen bezeichnen, die er in seinen Schildkröten (Testudo graeca) unter allen Umständen, auch wenn das Rückenmark von höher liegenden Centren abgetrennt wurde, beobachtete, bloss deswegen, weil sie unabhängig von künstlichen peripheren Reizen auftraten. Die abnorme Lage und die abnorme Stellung, in die er zu seinen Untersuchungen das Tier brachte, mussten ohne weiteres als passende Reize zu koordinierten Reflexen auf das Centralnervensystem einwirken. Denn er »sospendeva la testuggine in posizione orizzontale, fissandola fortemente tra le branche, di una grossa tenaglia chimica, in modo che l'animale poteva compiere liberamente i movimenti con gli arti ed il collo senza possibilità di spostarsi; indi ponevo gli arti ciascuno in rapporto con una leva scrivente di primo genere, essi erano alquanto stirati in basso da pesi leggeri e sempre uguali«: also war das Tier in einer abnormen Stellung durch eine Zange festgehalten, ausserdem waren die Extremitäten (bezw. die Muskeln) durch Gewichte ausgestreckt. Dass solche angeblich »automatischen« Abwehrbewegungen immer periodisch auftraten und dass sie andererseits minder kompliziert und zahlreich zur Beobachtung kamen, je tiefer man bei der Abtragung der höher liegenden Centralteile nach dem Rückenmark zu fortschritte, ist auch ohne weiteres begreiflich. Die hinzutretende Wechselwirkung der Ermüdung und Erschöpfung erklärt die Periodizität; die immer weitergehendere Ausschaltung der peripheren Reize durch Abtragung der verschiedenen Centralteile, die mit den Sinnesorganen verbunden sind,

erklärt die Einschränkung der Bewegungen, besonders wenn der Centralteil zerstört wird, welcher mit dem Ohrlabyrinth verbunden ist und deshalb den Lagereflex vermittelt. Diese Bewegungen bleiben aber noch am Rückenmarkstier zum Teil erhalten, weil in diesem Fall besonders die Ausstreckungen der Extremitäten und der Muskeln als adäquate Reize einwirken. (Vgl. oben die Reflexe am Rückenmarksfrosch.)

Werden aber tatsächlich alle solche peripheren Reize ausgeschaltet, so treten in Wirklichkeit keine Bewegungen mehr auf, auch wenn die Erregbarkeit der Centren in einer äusserst abnormen Weise durch **Strychnin** erhöht wird. (Vergl. unten.)

Noch schlimmer wird es aber, wenn man die verschiedenen geäusserten Ansichten über die direkten Ursachen dieser »automatischen« Entladungen der Nerventätigkeit prüft. Nach einigen sind eigentlich auch hier besondere Reize ausserhalb der Centren notwendig, um diese Entladungen auszulösen, mit dem Unterschiede, dass hier die Reize gar nicht auf dem gewöhnlichen Wege der Nervenbahnen zu den Centren hin laufen. Dies sind also die sog. inneren Reize. Tigerstedt nimmt z. B. diese mechanische Auffassung zur Erklärung der »automatischen« Atembewegungen an. Er zählt unter den physiologischen Reizen der Ganglienzellen auch folgendes auf:

»Durch die Einwirkung des Blutes und der Gewebsflüssigkeit (die automatische Reizung). Zahlreiche Ganglienzellen werden in einem grossen Umfange von dem Blute und der Gewebsflüssigkeit beeinflusst und durch diese in eine mehr oder minder verstärkte Tätigkeit versetzt. Im Blut und in der Gewebsflüssigkeit finden sich immer Zersetzungsprodukte und Produkte „innerer Sekretion", welche die betreffenden Reize auslösen.«

Diese Auffassung ist aber gar nicht von allen Physiologen geteilt, und dagegen spricht direkt die bekannte Erfahrung, dass Atembewegungen auch an entbluteten Tieren zu beobachten sind; ich konnte sie an isolierten Scylliumköpfen lange Zeit (mehrere Stunden) sehen noch nach der Köpfung, besonders wenn das Kopfmark freigelegt und es in einer O-Atmosphäre gehalten wurde (145).

Andere Forscher nehmen daher eine ganz andere Auffassung an. Luciani schreibt z. B.: »Der wahre Begriff des Automatismus ist ein anderer: entweder muss man nachweisen, dass überhaupt keine wahren automatischen Erscheinungen existieren, oder man muss annehmen, dass der Reiz oder noch allgemeiner, die sie bestimmende Ursache dem Elementarorganismus, der sie erzeugt, innewohnt und in einer (rhythmischen oder irregulären) Schwankung seines Metabolimus und seiner Erregbarkeit besteht,

durch welche er in sich selbst die Bedingungen zur Entwicklung der in ihm angehäuften Energie findet (Luciani, 1873).« Und bezüglich der Atemcentren sagt er nach der Besprechung der periodischen Atmung: »Es genügen die einfachen Angaben, die wir ausdrücklich betont haben, dass keinerlei Beziehung zwischen der Dauer und dem Grade der von den Gruppen dargestellten Lungenventilation und der Dauer der Pausen besteht, dass die Form der Gruppen ausserordentlich, und sogar auf entgegengesetzte, untereinander nicht vergleichbare Weise variieren kann, dass man die periodische Atmung auch beobachten kann, wenn keinerlei Gaswechsel zwischen dem Blute und der Umgebung möglich ist; diese Tatsachen allein genügen, um in evidenter Weise die von Grund aus automatische Natur der Funktion der bulbären Atemcentren darzutun. »Die verschiedenen Formen, welche der Atemrhythmus annehmen kann,« so schloss ich im Jahre 1879, »einschliesslich jene der periodischen Gruppierung, sind nur der äussere Ausdruck der entsprechenden Arten von Ernährungsschwankungen, die im Inneren der Atemcentren vor sich gehen.«

Diese Auffassung entspricht mehr einem logischen Begriff, als die oben erwähnte der inneren Reize; hier wird den Atemcentren einfach eine ganz besondere Eigenschaft zuerkannt. Es sei aber noch bemerkt, dass eine solche Eigenschaft gar nicht den bekannten Auffassungen von E. Hering (6) über die Vorgänge der lebendigen Substanz entspricht: er setzt immer in seiner Abhandlung den Begriff von Reizen voraus, die entweder dissimilatorisch oder assimilatorisch wirken können. »Insoweit,« sagt er, »die Substanz gänzlich unbeeinflusst von den nur gelegentlich wirkenden äusseren Reizen lebt, bezeichne ich ihre Assimilierung (A) und Dissimilierung (D) als autonome. Solange nun diese autonome D und A in ganz gleichem Mafse stattfinden, kann sich am Zustande der Substanz nichts ändern, und sie bleibt dabei qualitativ und quantitativ dieselbe. Diesen Zustand des vollkommenen Gleichgewichts zwischen autonomer D und A will ich als den des autonomen Gleichgewichtes bezeichnen.« Dies hat, wie man sieht, gar nichts mit dem Begriff der Automatie zu tun. Selbst wo er von der Herztätigkeit spricht, erwähnt er nicht das Wort Automatie und nimmt überhaupt keine solche Annahme an. Er sagt: Der Herzmuskel bietet uns ein Beispiel für solche lebendigen Substanzen, welche um den Zustand des Gleichgewichtes zwischen D und A in regelmäfsigem Wechsel absteigender und aufsteigender Änderung hin- und herschwanken, derart, dass in der Zeit der aufsteigenden Änderung die vorhergegangene absteigende Änderung wieder vollständig ausgeglichen wird. Eine solche „periodisch tätige“ Substanz, gleichviel wie lang oder kurz die Perioden sind, ermüdet nicht, sofern nicht ihre Assimilierungs-

bedingungen gestört werden oder ihre Dissimilierung durch anderweite Einflüsse übermäfsig gesteigert wird: und innerhalb gewisser Grenzen ist sie befähigt, sich auch veränderten A- und D-Bedingungen bezw. A- und D-Reizen anzupassen, woraus sich ebensowohl Änderungen der Periode als des Ausmafses der einzelnen Änderungen ergeben können.«

Nach der zweiten Auffassung der Automatie würden also die Stoffwechselschwankungen und zwar eine bestimmte Höhe der Assimilation von selbst eine Entladung, eine Explosion, eine Dissimilation und zwar eine koordinierte Bewegungenreihe bedingen. Nach der Dissimilation träte dann infolge der inneren Selbststeuerung der lebendigen Substanz von Hering wieder die Assimilationsphase allmählich zu ihrer kritischen Höhe, deren Erreichung wieder eine Explosion von selbst bedingen würde u. s. w. Mit anderen Worten eine Art von Perpetuum mobile.

Schreibt man diese eigentümliche Eigenschaft den Atemcentren zu, so stösst man sonst auch auf viele weitere Schwierigkeiten. In welchen Centren sollte diese »Automatie« stattfinden? In den motorischen oder in den sensiblen Atemcentren? In den bulbären oder auch in den Rückenmarkscentren? Wie kann die Koordination der Atembewegungen zu den äusseren Reizen hergestellt werden?

Abgesehen davon glaube ich aber, wir sind gar nicht dazu gezwungen, diese ganz spezifische und sonst dem Centralnervensystem fremde Eigenschaft anzunehmen. Ich habe denn oben versucht, darzutun, wie genau sich die reflektorischen Bewegungen den sie bestimmenden peripheren Reizursachen anpassen. Wie wir jetzt wissen, werden alle solche koordinierten Bewegungen vom Centralnervensystem wieder auf reflektorischem Wege zustande gebracht.

Ferner habe ich diesbezüglich positive Versuche angegeben, die uns zeigen, dass der normale Atemrhythmus auch reflektorisch zustande kommt, indem die Inspirationsphase reflektorisch die Exspiration bedingt und umgekehrt, besonders auf dem Wege der afferenten Nerven der Atemmuskeln; denn die Kontraktionen der letzteren stellen adäquate Reize für die reflektorische Tätigkeit der ersteren dar u. s. w.

Hier will ich noch einige neueren Beobachtungen erwähnen, die ebenfalls gegen die Automatie der Atemcentren mehr minder direkt sprechen. Dies sind die Versuche von Jappelli (154) über das Synchronischwerden der Atembewegungen mit künsthchen rhythmischen Erregungen von centripetalen Nerven. Er fand z. B. am Menschen, den er auf demselben Platz laufen (hüpfen) liess, dass dabei in Bezug auf den Atemrhythmus zwei wichtige Tatsachen festzustellen sind: »Zunächst die Raschheit, mit der sich die Polypnoe einstellt und mit der sie dann zusammen mit dem Aufhören der Übung verschwindet; zweitens das Konstantbleiben der Atemfrequenz

während der ganzen Dauer der Übung, derart, dass jeder Atemzug genau einer gewissen Zahl von Berührungen der Füsse mit dem Boden entspricht«. Von diesen Untersuchungen ausgehend, studierte der Verf. am Hunde (und anderen Tieren) die Synchronisierung der Atembewegungen mit rhythmischen, kurz dauernden Reizungen vom N. Ischiadicus. Nun stellte sich dabei heraus, dass am Hunde die Tätigkeit des Atemcentrums mit den künstlichen Reizungen synchronisch wird, wie die Frequenz des letzteren auch sei, selbstverständlich unter den festgestellten Grenzen (d. h. von 20 bis 80 Reizungen pro Minute). Auf Grund seiner Untersuchungen bekämpft der Verf. die Lehre des Automatismus des Atemcentrums und kommt zu dem Schlusse, dass manche Arten von Polypnoe am Menschen und an den Tieren nichts anders sind, als Erscheinungen von Synchronisierung mit afferenten rhythmischen Erregungen. So findet er, dass das Atemcentrum eigentlich gar kein periodisches wirkliches Refraktärstadium besitzt (siehe unten).

Die richtige Bedeutung der peripheren Reize als Auslöser der ersten Atembewegungen erkannte übrigens auch Preyer (3a), dem wir einen fast gänzlich vergessenen, und doch ebenso lehrreichen, wie eleganten Versuch über die Ursachen der Unterbrechung der, bezüglich dieser Frage so oft in Betracht gezogenen fötalen Apnoe verdanken.

»An hochträchtigen Meerschweinchen,« schrieb Preyer, »kann man nach einiger Übung durch Palpation die Lage eines Fötuskopfes genau bestimmen. Schneidet man an der Stelle ein, wo sich die Schnauze befindet, so dass diese in einem kleinen Bauchschnitt plötzlich frei zu Tage tritt, so dauert es in der Regel keine halbe Minute, ehe die Atmung der Luft beginnt. Man sieht die Nasenlöcher sich erweitern und verengern und die Inspirationen mit den Exspirationen abwechseln ohne die geringste Dyspnoe. Die Atmung ist regelmäfsig, bald frequent, bald langsam, selten tief, oft sehr flach. Jede unsanfte Berührung des aus dem Muttertier hervorschauenden halben Fötuskopfes bewirkt aber mit Sicherheit eine starke Inspiration und bei reifen, kräftigen Tieren einen exspiratorischen Schrei . . . . .

Worin besteht aber schliesslich der Inspirationsreiz? Die einzige, mit allen Erfahrungen übereinstimmende Antwort lautet: Die Erregung der Hautnerven durch beliebige unsanfte Berührung ist für den reifen und nahezu reifen Fötus ein starker Inspirationsreiz, welcher mit und ohne Abkühlung, mit und ohne Störung des Placentarverkehrs, mit und ohne Luftzutritt die Lungenatmung in Gang bringt. Da Hautreize, zu denen auch die Abkühlung selbst gehört, bei keiner Geburt fehlen und bei asphyktisch Geborenen von der grössten Wirkung sind, so wird man ihnen auch unter den möglichen Ursachen der ersten Einatmung des normalen Ebengeborenen die erste Stelle einräumen müssen.

»Sowohl beim Embryo im Hühnerei als beim Säugetierfötus bewirkt kurz vor dem Geburtstermin ein Stich, ein Schnitt, eine Quetschung, eine elektrische Hautreizung jedesmal eine viel stärkere Inspiration als die plötzliche Unterbrechung der Allantois- bezw. Placentar-Zirkulation, wie ich sehr häufig wahrnahm. Namentlich beim Hühnchen vom 18. und 19. Tage gelingt es leicht ohne die geringste Unterbrechung des Allantoiskreislaufs durch einen Nadelstich enorm tiefes Inspirieren zu veranlassen. (Diese Sitzungsber. 1879, S. 83.)

»Was also bisher von vielen für die Hauptsache beim Ingangkommen der Lungenatmung angesehen wurde, das Venöswerden des fötalen Blutes beim Geborenwerden, ist nur ein begünstigender Nebenumstand, welcher für sich allein die Atmungscentra nicht erregt, so wichtig er auch für deren Erregbarkeit ist. Wird das Blut venös, dann wirken periphere Reize auf jene Centra erregend, welche vorher zu schwach waren.

»Der erste Atemzug ist demnach wie alle folgenden eine Reflexbewegung.«

Wir kommen also zu dem Schluss, dass keine zwingende Beweise vorliegen, um den Atemcentren die ganz besondere Eigenschaft der automatischen Tätigkeit zuzusprechen und denselben somit eine Ausnahmestellung zu verschaffen, die sie vollständig von den übrigen Centren des tierischen Organismus trennen würde. Auch die Atembewegungen können vielmehr in der Reihe der koordinierten reflektorischen Bewegungen aufgezählt werden. Von wirklich »Automatischem«, d. h. von etwas, das gar nicht durch periphere Reize allein in den Centren hervorgerufen wird, werden wir andere Vorgänge kennen lernen, nämlich Schwankungen und Veränderungen in dem Zustand ihrer »Erregbarkeit«. Dies darf man aber absolut nicht mit dem Begriff »Reiz« verwechseln, wie wir sehen werden, denn diese Erregbarkeitsschwankungen sind gar nicht imstande, von selbst bestimmte Bewegungen auszulösen. Bewegungen und Sekretionen entstehen unter normalen Verhältnissen als passende Reaktionen auf bestimmte periphere Reize (Aktionen) durch die Tätigkeit des Centralnervensystems vermittelt. Das muss als die Hauptaufgabe dieses Centralorgans angesehen werden: würden Bewegungen oder Sekretionen unabhängig von jeglichen peripheren Reizen oder Bedingungen auftreten, dann würde dadurch das wohlbekannte harmonische Zusammenwirken des Organismus, als einheitliches System aufgefasst, in Bezug auf sein äusseres Medium, gestört; wir finden aber im eingehenden Studium der Verhältnisse zwischen Umgebung und Organismen gar keine Erscheinungen, die unter normalen Lebensbedingungen darauf hindeuten.

Wir müssen also schliessen, dass die objektiv wahrnehmbaren Lebenserscheinungen des Centralnervensystems, allgemein ausgedrückt, bloss darin

bestehen, Reflexe zu vermitteln, d. h. passende koordinierte Bewegungen oder Sekretionen, die immer in einer direkten Beziehung zur Natur und Intensität des peripheren Reizes stehen, zustande zu bringen.

Etwas anderes als Reflextätigkeit kann in einer wissenschaftlichen experimentellen objektiven Untersuchung über die Funktionen des Centralnervensystems nicht eingeführt werden.

Kapitel II.

Die Centralelemente, die an der Vermittlung der Reflexe beteiligt sind, und die Faktoren, durch welche ihre Tätigkeit beeinflusst wird.

Inhalt: 1. Die Rolle des Centralnervensystems beim Zustandekommen der Reflexe. — 2. Experimentelles zur physiologischen Differenzierung verschiedener Mechanismen des Centralnervensystems. — 3. Weitere spezifische physiologische Eigenschaften des afferenten (Koordinations-) Mechanismen und der efferenten (motorischen) Mechanismen des Centralnervensystems. — 4. Physiologische Wirkung der verschiedenen Gifte des Centralnervensystems. a) Wirkung des Strychnins und das Zustandekommen reflektorischer Tetani. b) Wirkung des Phenols und das Zustandekommen klonischer Zuckungen. — 5. Das sog. Refraktärstadium und die Reizsummation der Centralelemente. — 6. Wirkung anderer Phenolderivate und Beziehungen zwischen physiologischer Wirkung und chemischer Konstitution. — 7. Die polare Wirkung des konstanten Stromes auf das Centralnervensystem. — 8. Stoff- und Energiewechsel im Centralnervensystem. Wirkung der Narkotika. — 9. Elektrische Erscheinungen, die die Tätigkeit des Centralnervensystems begleiten.

Wir haben bis jetzt die Gesamterscheinungen der Tätigkeit des Centralnervensystems betrachtet, wie sie im Gesamtorganismus wahrgenommen werden können; es stellte sich dabei heraus, dass die allgemeine Erscheinung dieser Tätigkeit von der Reflexvermittelung dargestellt ist, d. h. von der Vermittlung passender koordinierter Bewegungen oder Sekretionen nach Einwirkung peripherer Reize. Es bleibt uns jetzt übrig, diese Reflextätigkeit des Centralnervensystems in ihren Elementen zu analysieren. Mit anderen Worten müssen wir uns jetzt die Frage vorlegen, wie kann das Centralnervensystem diese manchmal so komplizierten und genau abgestuften Reaktionen vermitteln? Wir müssen das gesamte Getriebe der Reflexe in seine integrierenden Bestandteile zerlegen, um möglichst zur Erkenntnis des Mechanismus der Reflextätigkeit zu gelangen. Wir werden dabei zunächst die verschiedenen Teile des Centralnervensystems kennen lernen, die zu einem Reflex notwendig sind, ferner die Faktoren, die diese Tätigkeit verändern oder verändern können. Wir berücksichtigen natürlich in dieser Analyse bloss den einen Teil des Reflexbogens, das Centralnervensystem, welches aber dabei eine Hauptrolle spielt. Nerven und periphere Organe der Reizaufnahme etc. gehören nicht in den Rahmen meines Themas.

In unserer analytischen Untersuchung werden wir immer von den allgemeinen Eigenschaften jeder lebendigen Substanz ausgehen müssen, und so werden wir nie aus dem Auge verlieren, dass auch das Centralnervensystem einen unaufhörlichen Stoff- und Energiewechsel besitzt und dass eben Veränderungen in diesem kontinuierlichen chemischen Geschehen die Reflextätigkeit in letzter Instanz bedingen. Freilich fehlen uns beim heutigen Zustande der Wissenschaft alle Übergänge, die uns zu einer mechanischen Erklärung und Auffassung der Reflexe als Modifikationen dieses intimen chemischen Geschehens der lebenden Elemente des Centralnervensystems führen; der enge Zusammenhang zwischen diesen beiden Erscheinungsreihen wird aber von keinem mehr bezweifelt. Wir werden hier ferner manche experimentelle Tatsachen kennen lernen, die diesen Zusammenhang näher beleuchten. Wir müssen also die eigentümlichen Merkmale des Centralorgans kennen lernen, durch welche es sich von übrigen Gebilden und Organen (Nerven, Muskeln etc.) unterscheidet. Diese »spezifischen« Eigenschaften müssen nun natürlich von einem »spezifischen« Stoff- und Energiewechsel in letzter Instanz bedingt werden. Wollen wir noch weiter in unserer allgemeinen Auffassung gehen, so müssen wir folgern, dass auch die eigentümliche anatomische Gestalt der Elemente des Centralnervensystems in direktem Zusammenhang mit deren Stoffwechsel, mit deren Funktionen stehen muss. Dies ist heute aber bloss eine berechtigte Annahme, da wir bis jetzt diese behaupteten Beziehungen gar nicht durch experimentelle Tatsachen in ihren Einzelheiten verfolgen oder illustrieren können.

1. Die Rolle des Centralnervensystems beim Zustandekommen der Reflexe.

Unsere erste Aufgabe in dieser Analyse der Reflextätigkeit soll die genaue Feststellung der Bedeutung des Centralnervensystems bei Zustandekommen derselben sein. An den höheren Wirbeltieren, z. B. am Frosch, kann man in jedem Augenblick beweisen, dass Zerstörung (z. B. Ausbohrung des Rückenmarks) des Centralnervensystems unwiderrufliches Verschwinden der Reflexe bedingt. Die Sache ist nicht mehr so einfach, wenn man an niederen Tieren den Versuch wiederholt. In dieser Hinsicht mögen folgende Untersuchungen an Ciona intestinalis sehr bezeichnend sein. Ciona intestinalis ist eine Ascidie (Tunicaten), die ein besonders günstiges Objekt für das Studium einfacher Reflexvorgänge überhaupt zu bilden scheint, da ihr ganzes Centralnervensystem auf ein Ganglion reduziert ist, welches im Winkel zwischen dem Mund- und Aftersipho gelegen und als ein weisser kleiner Knoten von aussen deutlich zu erkennen ist. Ein Reflex, den man an diesen Tieren durch äussere Reize erzielen kann, ist folgender: nach

Berührung eines beliebigen Punktes des vorderen Teiles des Körpers (z. B. eines Sipho) erfolgt prompt Schluss der beiden Siphoöffnungen und Retraction des ganzen Tieres. Loeb machte nun die merkwürdige Beobachtung, dass dieser Reflex im grossen und ganzen noch erhalten bleibt, auch wenn man das Ganglion exstirpierte, was ihn zu folgendem Schluss über die allgemeine Funktion und Bedeutung des Centralnervensystems bei der Reflextätigkeit führt (78): »The facts have thus far shown that the reflexes are determined chiefly by the structure of the sense-organs, or of the surface of the body, and the arrangement of the muscles. The central nervous system partecipates in these functions only as a conductor«. Die einzige Funktion des Centralnervensystems wäre also die Leitung der Erregungen; da im gegebenen Falle der Ciona die Leitung nach Loeb nach Abtragung des Ganglions durch die Muskelsubstanz selbst erfolgt, so kann der Reflex noch erhalten bleiben.

Die Ergebnisse von Loeb wurden aber neuerdings sowohl von Magnus (79) wie von A. Fröhlich (94) richtig gestellt.

Magnus fand bei Nachprüfung des Ciona-Versuches, »dass Exstirpation des Ganglions den „Reflex" der Ascidie aufhebt und nur noch lokale Reaktion übrig lässt«, die wohl von der direkten Erregbarkeit der Muskulatur für äussere mechanische Reize bedingt wird.

Nur wenn man unvorsichtig die ganze Muskulatur — wie Loeb durch seine Reizmethode immer tat — direkt reizt, dann findet Schluss beider Siphoöffnungen statt.

»Aus dem Angeführten,« sagt Magnus, »ergibt sich, dass eine Reizübertragung von einer Körperseite auf die andere, von einem Sipho auf den anderen nach Entfernung des Ganglions nicht mehr eintritt, und dass, wenn der Reflex scheinbar zu stande kommt, daran stets direkte mechanische Reizung der sich kontrahierenden Seite Schuld ist.«

A. Fröhlich bestätigt die Befunde von Magnus vollständig und erweitert sie durch nähere Betrachtung der Ausfallserscheinungen. Er schliesst folgendermafsen: »Rekapitulieren wir das Verhalten der Ciona intestinalis nach Entfernung des Centralganglions, so zeigt sich 1. Herabminderung des Tonus, 2. Erlöschen des echten Reflexes . . . . . .

»Es kann demnach absolut nicht zugegeben werden, dass, wie Loeb meint, die Ascidien uns helfen können, falsche Anschauungen über die Bedeutung der Ganglien des Centralnervensystems höherer Tiere los zu werden.

»Es spiegelt wohl im Gegenteile gerade die enthirnte Ciona intestinalis in vielen wesentlichen Zügen das Verhalten sehr viel höher stehender Tierklassen wieder.«

Auch Bethe (107) versucht, ähnlich ungefähr wie Loeb, in seinem Buche nachzuweisen, dass man dem Centralnervensystem eigentlich bloss

die Funktion der Leitung von Erregungen zuschreiben muss, und dabei würde es sich vom peripheren Nervensystem kaum unterscheiden. Diese Annahme von Bethe ist wohl begreiflich bei ihm, der bei seiner Darlegung der allgemeinen Physiologie des Centralnervensystems fast ausschliesslich histologische Befunde heranzieht, die doch nur imstande sind, im Nervensystem überall gleichartige Neurofibrillen nachzuweisen. Hierin liegt eben die Gefahr, wie eingangs erwähnt, durch einseitige Betrachtung dieses so komplizierten Organs zu ganz falschen Vorstellungen seiner Gesamtfunktion zu gelangen. Solche Histologen vergessen immer in ihren Betrachtungen den Stoffwechsel, der gerade das Hauptmerkmal der lebendigen Substanz darstellt, durch welches sie sich durchaus von der toten unterscheidet.

Bethe suchte zwar experimentell durch den bekannten Versuch an Carcinus maenas, die Richtigkeit seiner Annahme nachzuweisen, dass nämlich dem Centralnervensystem bloss die Funktion der Erregungsleitung durch seine Neurofibrillen gehört; doch ist die Beweiskraft seines Versuches gar nicht bindend, denn erstens hat er nur einen Teil der Centralelemente (die motorischen) zu entfernen versucht und zweitens von den letzteren nicht einmal das ganze Zellprotoplasma, wie Verworn mit Recht hervorhebt. Sehr bezeichnend ist übrigens die Art und Weise, wie sich Bethe in seiner ersten Mitteilung (23) dieses Versuches ausdrückt. Er schreibt:

»Ich bin nun zwar davon überzeugt, dass die Primitivfibrillen wirklich das leitende Element im Nervensystem sind, bin aber vollkommen klar darüber, dass anatomische Tatsachen keine bindenden Schlüsse auf eine Funktion zulassen. Die Funktion eines Organs kann aus anatomischen Befunden wohl wahrscheinlich gemacht, aber niemals bewiesen werden.

»Einen gewissen Aufschluss darüber, ob die Primitivfibrillen das leitende Element sind oder nicht, gibt mein Experiment der totalen Isolierung eines Neuropilstückes von den zugehörigen Ganglienzellen. Es ist absolut nicht beweisend, aber es macht doch die leitende Natur der Primitivfibrillen wahrscheinlicher.«

Dieselben Einwände gelten gegen die Versuche von Langendorff und Steinach an Spinalganglienzellen des Frosches; Langendorff selbst erkennt übrigens den richtigen Wert seines Versuches, indem er in Nagels Handbuch sich folgendermafsen äussert: »Doch hat es sich bei diesen Versuchen nicht um zentrale Vorgänge, sondern um einfache Leitungsprozesse gehandelt.« Denn wir müssen uns in der Tat im Centralnervensystem nicht einfache Leitungsprozesse, etwa wie im Nerven, vorstellen, sondern ganz andere Vorgänge, wie wir unten sehen werden.

Mit Recht sagt daher Verworn in seiner letzten Zusammenstellung über die Elementarvorgänge des Nervensystems folgendes: »Wir haben uns

demnach das Nervensystem vorzustellen als ein sehr kompliziertes System von Leitungsbahnen, den Nervenfasern, in dem sich auf bestimmten Punkten Stationen befinden, die Ganglienzellen. In diesen Stationen lösen die ihnen zugeleiteten Erregungen spezifische Prozesse aus, die ihrerseits zugleich den weiteren Ablauf der Erregungen beherrschen, indem sie dieselben abstufen, weiterbefördern oder hemmen.«

Diese spezifischen Prozesse des Centralnervensystems müssen wir nun näher kennen lernen, um eine Vorstellung des Mechanismus gewinnen zu können, durch welchen das Centralnervensystem die oben geschilderten Reflexerscheinungen vermitteln kann. Dies ist eben der einzige Weg, auf dem wir zu einer richtigen Erkenntnis der Rolle und Bedeutung des Centralnervensystems bei den Reflexvorgängen gelangen können.

Wie kommt ein Reflex, z. B. eine Reflexbewegung zu stande? Nach dem Gesagten können wir uns den Vorgang folgendermafsen vorstellen. Wir nehmen bei dieser Analyse als praktisches Beispiel den von mir beschriebenen Plantarreflex des Rückenmarksfrosches. Der adäquate Reiz (Drücken der Fusssohle mit dem Fingerballen) bedingt eine Erregung (an den spezifischen »tangorezeptiven« peripheren Hautnervenendigungen); diese »spezifische« Erregung wird durch bestimmte afferente Bahnen des N. ischiadicus und dann durch die Hinterwurzeln zum Rückenmark geleitet. Was geschieht nun hier? Nach den heutigen Kenntnissen über den Bau des Rückenmarks müssen wir annehmen, dass die »spezifische« Erregung nun nach ganz verschiedenen Richtungen im Rückenmark selbst weitergeleitet werden kann, und zwar durch die »kurzen« Spinalbahnen zu den motorischen Zellen der Vorderhörner der gleichnamigen Seite sowie der Gegenseite desselben Abschnittes, oder aber durch die »langen« Spinalbahnen zu den motorischen Zellen der Vorderhörner von höher (oder tiefer) liegenden Abschnitten des Rückenmarks selbst, oder schliesslich (am unversehrten Tiere) durch die »langen« aufsteigenden Cerebrospinalbahnen zu den Gehirncentren. Wir bekommen aber in Wirklichkeit eine ganz bestimmte Bewegungsreihe, nämlich Abduktion der Fusszehen (Erweiterung der Fusssohle; Zusammenziehung der Mm. interdigitales) und Extension der verschiedenen Extremitätgelenke (Kontraktion des M. Gastrocnemius und der Mm. Extensores des Oberschenkels; Stemmen des Fusses gegen den Fingerballen). Wir sehen also in der Tat, dass die »spezifische« Erregung nur zu ganz bestimmten motorischen Elementen der Vorderhörner derselben Seite und ungefähr desselben Niveaus geleitet wurde.

Wir müssen also daraus schliessen, dass die Bahnen, welche die in Rede stehende spezifische Erregung weiterleiten, mit ganz bestimmten motorischen Zellen der Vorderhörner verknüpft sind, in denen sie gegebenenfalls eine dissimilatorische Erregung bedingen.

Da andererseits die Muskeln, wie oben gesagt, auch nach Aufhören des Reizes noch eine Zeitlang kontrahiert bleiben, so müssen wir annehmen, dass die Erregung an den entsprechenden Elementen der Vorderhörner noch eine Zeitlang zurückbleibt.

Wird nun dieselbe Hautstelle der Fusssohle auf andere Weise mechanisch gereizt (z. B. gestochen), so sehen wir, dass sofort der oben besprochene Bewegungskomplex gehemmt wird und an Stelle dessen eine entgegengesetzte Bewegungsreihe eintritt, nämlich Adduktion der Fusszehen und Flexion der sämtlichen Extremitätglieder (Hinaufziehen des Beins). Hier müssen wir also annehmen, dass auch die Nervenbahnen, welche die letztere »spezifische« Erregung weiterleiten, in Verknüpfung stehen mit den oben besprochenen motorischen Elementen der Mm. Extensores der Fusszehen und des M. Gastrocnemius etc.; doch bedingt jetzt die von ihnen fortgeleitete Erregung gar keine Entladung in diesen Elementen, sondern umgekehrt eine Hemmung der vorhandenen Erregung; ferner müssen wir annehmen, dass die Nervenbahnen, welche diese »spezifische« Erregung weiterleiten, wieder mit ganz besonderen motorischen Elementen in Verknüpfung stehen, nämlich mit den Antagonisten der ersteren, wo sie eine dissimilatorische Erregung hervorrufen.

Hier sehen wir also, dass eine und dieselbe »spezifische« Erregung durch einen bestimmten peripheren Reiz hervorgerufen, in einigen motorischen Elementen »Hemmung« und in anderen »Erregung« (Entladung, dissimilatorische Erregung) herbeiführen.

Wir könnten solche Beispiele in beliebiger Zahl angeben; wie aus dem 1. Teil dieses Essays zu entnehmen ist, gilt überall, wo eigentliche Reflexbewegungen auftreten, immer das Gleiche.

Wir müssen aber in unserer Analyse weitergehen, und den anderen Fall betrachten, in dem ein interferierender Reiz nicht die vorangehende Erregung einer bestimmten Gruppe von motorischen Elementen hemmt, sondern befördert, erhöht: dies ist der Fall der sog. Bahnung. Auch hierfür haben wir zahlreiche Beispiele, wie man leicht aus der obigen Darlegung der Reflexbewegungen entnehmen kann. Auch hier müssen wir annehmen, dass wieder andere Nervenbahnen mit denselben bestimmten motorischen Elementen in Verknüpfung stehen, und zwar derart, dass die von den ersteren geleitete Erregung den Erregungszustand der letzteren befördert.

Aber weiter. Kontraktion des M. Gastrocnemius, d. h. dissimilatorische Erregung der entsprechenden motorischen Centralelemente tritt nicht allein nach Berührung der Fusssohle mit einem stumpfen Gegenstand ein, sondern auf zahlreiche verschiedene andere periphere Reize hin, und dasselbe gilt auch für ihre Hemmung und Bahnung. Wir müssen also annehmen, dass eine und dieselbe Gruppe von motorischen Centralelementen mit vielen verschiedenen Nervenbahnen zu gleicher Zeit in Verbindung stehen, die in ihnen sowohl Erregung, wie Hemmung, herbeiführen können. Dieser Schluss war bekanntlich anatomisch schon seit langer Zeit berechtigt. Neuerdings hat SHERRINGTON in seinem diesbezüglichen Essay (140) physiologisch diese Seite des Problems recht deutlich beleuchtet. Er benennt diese motorischen Centralelemente die letzte gemeinsame Strecke, und hat besonders die verschiedenen Einflüsse seitens der verschiedenen Reflexbögen auf diese letzte gemeinsame Strecke an der Hand des »Kratzreflexes« am Hunde eingehend studiert.

So gelangen wir zur ersten physiologischen Differenzierung verschiedener Elemente des Centralorgans.

Hier haben wir nämlich eine Reihe von Elementen (motorischen Mechanismen), die sich von übrigen Elementen des Centralorgans scharf unterscheiden: »Die letzte gemeinsame Strecke ist daher«, sagt SHERRINGTON, »ein Werkzeug passiv in den Händen von gewissen Gruppen von Reflexbahnen.« Hier haben wir mithin eine Reihe von Elementen, die wohl besondere Eigenschaften gegenüber den anderen Mechanismen des Centralorgans besitzen, Eigenschaften, die vermutlich auch experimentell nachweisbar sind, wie wir unten in der Tat sehen werden.

So gelangen wir zur Erkenntnis der Tatsache, dass die Reflextätigkeit aus verschiedenen Komponenten oder Mechanismen besteht; von diesen Bestandteilen kennen wir jetzt eben den einen in den motorischen Centralelementen.

Zur besseren Veranschaulichung dieser Verhältnisse müssen wir uns dieselben ungefähr so denken, wie sie in folgenden Schemata dargestellt sind, welche ich auf Grund des bisher in diesem Gebiete Bekannten gezeichnet habe. (Fig. 2, 3, 4.)

Wir haben hier einige Reflexbögen des Frosches in ihrer Gesamtheit schematisch dargestellt. Die anatomischen Einheiten des Rückenmarks haben wir als Ganglienzellen, und den Zusammenhang mit ihren Fortsätzen der Bequemlichkeit halber nach der Neurontheorie gezeichnet. Wie anfangs betont wurde, behaupten wir hiermit garnicht die Richtigkeit dieser morphologischen Auffassung: man kann ganz gut ohne Neurontheorie dieselben physiologischen Tatsachen durch ein ähnliches Schema zum Ausdruck bringen, auch können ebensogut die charakteristischen Vorgänge

der verschiedenen Abschnitte dieser Reflexbögen anstatt in die Zellkörper in die Synapsen, wie die Engländer vielfach annehmen, nämlich in die Übergangsstellen von den Fortsätzen eines Neurons zu denen eines anderen verlegt werden. Lediglich auf Grund physiologischer Tatsachen aber sind wir gezwungen, wie eben gesehen, verschiedene von einander getrennte Centralteile der Reflexbögen anzunehmen, d. h. eine physiologische Differenzierung derselben zu behaupten.

An der Hand dieser schematischen Darstellung des Rückenmarks des Frosches, wo nur einige Bahnen und Centren aufgezeichnet sind, einige von denjenigen nämlich, die mit einem motorischen Elemente der Vorderhörner (motorische Mechanismen, letzte gemeinsame Strecke) eines Muskelstreckers (M. Gastrocnemius) des Fusses, und mit einem motorischen Elemente eines antagonistischen Muskels, des Beugers (M. tibialis) in Verbindung stehen, wollen wir die weitere Analyse der nervösen Centralmechanismen vornehmen.

Wir sehen also zunächst, dass für zwei motorische Elemente und efferente Bahnen sechs verschiedene von verschiedenen Haut- und Centralregionen herstammende afferente Bahnen in Betracht kommen, nämlich die eine von der Fusshaut (extero-receptives Feld, nach der Bezeichnung von Sherrington), welche die oben beschriebenen Plantarreflexe vermittelt, die also mit einem peripherische mechanische Reize aufnehmenden Apparat in Verbindung steht. Eine zweite solche Bahn kommt von der Haut der vorderen Extremität: Reizung dieser Region kann in der Tat unter Umständen Kontraktion der hier in Betracht kommenden Muskeln der unteren Extremität reflektorisch auslösen: dazu muss auch eine Verknüpfung zwischen den afferenten Bahnen dieser Hautstelle und den motorischen Elementen der letzteren Muskeln angenommen werden. Zwei weitere afferenten Bahnen werden von der sog. reciproken Innervation dieser zwei antagonistischen Muskeln (proprio-receptives Feld nach Sherrington) dargestellt; dies sind die für die Koordination der Reflexbewegungen so wichtigen afferenten Muskelnerven. Die zwei letzten hier in Betracht kommenden afferenten Bahnen (in Bezug immer auf dieselben motorischen Elemente) werden schliesslich von den bekannten absteigenden Cerebrospinalbahnen dargestellt, welche die höherliegenden Centralteile (vornehmlich mit den Sinnesorganen verbunden) mit den motorischen Elementen dieser zwei Gruppen antagonistischer Muskeln des Hinterbeins in Verbindung setzen.

Als erste Folgerung dieser schematischen Darstellung der Verhältnisse zwischen afferenten und efferenten Bahnen eines Reflexes muss man annehmen, dass die Zahl der afferenten Elemente und Bahnen garnicht in Zusammenhang steht mit der Zahl der efferenten Elemente und Bahnen: die ersteren sind ausserordentlich viel zahlreicher als die letzteren:

und diese Folgerung findet ihre Bestätigung in der anatomischen Tatsache, dass die Gesamtdicke der Hinterwurzel und der Nerven der Sinnesorgane zusammengerechnet, und mithin die Zahl der meisten afferenten Bahnen, bedeutend grösser ist, als die der efferenten Bahnen.

Wir müssen aber in unserer Betrachtung weiter gehen, und, was uns hier am meisten interessiert, die Verhältnisse schematisch darstellen, die diese verschiedenen afferenten Elemente zu den motorischen aufweisen, und die wir durch das Studium der Reflexe kennen gelernt haben. Von der Tatsache ausgehend, dass die adäquate Reizung der afferenten peripheren Organe der Fusshaut (Berührung mit dem Fingerballen) u. a. die Extension des Fusses bedingt, während vordem die Ruhelage des Fusses der Flexion entsprach, müssen wir annehmen, dass die durch den Reiz hervorgerufene Erregung zum Rückenmark von der spezifischen afferenten Bahn geleitet, und dass sie hier in Verbindung mit beiden motorischen Elementen des Streckers und Beugers gebracht wird, mit dem Unterschied aber, dass sie beim ersteren eine Erregung (dissimilatorische Erregung, Kontraktion des Muskels) und beim letzteren eine Hemmung (dissimilatorische Lähmung, nach VERWORN, Erschlaffung des vorher kontrahierten Muskels) bedingt.

Hier taucht nun von selbst die fundamentale Frage auf: wie können wir uns vorstellen, dass eine und dieselbe afferente Bahn durch den gleichen Vorgang (eine bestimmte Erregung von der Peripherie) in zwei motorischen Elementen zwei entgegengesetzte Vorgänge (Erregung und Hemmung) zu gleicher Zeit herbeiführen kann? Es können drei verschiedene Möglichkeiten angenommen werden. Als eine für alle gemeinsame Vorbedingung ist nun zunächst hervorzuheben, dass die afferente Bahn mit den zwei verschiedenen motorischen Elementen direkt oder indirekt verknüpft sein muss.

Diese Verknüpfung kann nun, wie in Fig. 4, direkt sein, d. h. durch zwei verschiedene Kollateralen vermittelt werden. Die Umwandlung der (dissimilatorischen) Erregung in Erregung für die eine Gruppe motorischer Elemente und in Hemmung für die andere kann dann bloss an den Synapsen, d. h. an den Übergangsstellen zwischen den Kollateralen und den motorischen Mechanismen gedacht werden.

Zur unbedingten Annahme dieser Möglichkeit haben wir aber sonst wenige Anhaltspunkte. Vor allem spricht entschieden dagegen die Überlegung, dass in diesem Falle solche direkte Verknüpfungen mit ein und demselben motorischen Elementen ungemein zahlreich sein müssten: um eine motorische Vorderhornzelle herum müssten wir dann mikroskopisch ungemein zahlreiche Fasern erkennen, was aber nicht der Wirklichkeit entspricht.

Die jetzt allgemein anerkannte Tatsache, dass für jede Vorderhornzelle nicht mehr als eine Cerebrospinalbahn vorhanden ist, scheint direkt diese Auffassung zu widerlegen. Wir werden ferner weiter unten physiologische Tatsachen kennen lernen, die auch gegen diese Möglichkeit sprechen.

Indessen kann man dieselbe nicht absolut von der Hand weisen, ja es ist sogar sehr wahrscheinlich (wie die histologischen Untersuchungen bewiesen haben), dass auch solche direkte Verknüpfungen vorkommen.

Die zweite Möglichkeit dieser Verknüpfung ist die, dass sie indirekt ist, dass nämlich zwischen den Kollateralen der afferenten Bahn und den motorischen Mechanismen ein anderes Centralelement eingeschaltet ist. In diesem Fall kann der Sitz der Umwandlung der Erregung der afferenten Bahn in Erregung für einige motorische Elemente und in Hemmung für andere in diesen dazwischentretenden Elementen gedacht werden.

Von dieser zweiten Verknüpfungsmöglichkeit kann man wiederum zwei Arten unterscheiden, entweder existiert für jede Kollaterale ein solches eingeschaltetes Element (Fig. 2), oder existiert für alle gleichnamigen Kollateralen nur ein solches Element (Fig. 3); in Wirklichkeit können vielleicht beide Arten nebeneinander vorkommen.

Für diese indirekte Verknüpfung sprechen jedenfalls sowohl anatomische Tatsachen [vgl. z. B. Edinger (134)] wie physiologische Erfahrungen.

Was wir hier für die eine afferente Bahn gesagt haben, gilt auch für die übrigen afferenten Bahnen, die mit denselben motorischen Elementen in Beziehung stehen, wie man aus nebenstehenden Skizzen entnehmen kann.

Als Hauptschluss dieser Betrachtungen ergibt sich nun, dass wir im Centralorgane in Bezug auf sein Reflexvermögen verschiedene Mechanismen annehmen müssen und zwar können wir jetzt auf Grund unserer theoretischen Ausführungen davon zwei Arten erkennen, die von einander, sowie von den peripheren Nerven, scharf zu unterscheiden sind.

Die eine Art wird von den motorischen Elementen (letzte gemeinsame Strecke von Sherrington) des Rückenmarks dargestellt, die als Werkzeug passiv in den Händen von gewissen Gruppen von Reflexbahnen steht, d. h. sie leitet die ihr von der anderen Art der Elemente zugeführte Erregung weiter und bedingt so Kontraktionen der entsprechenden Muskeln, oder Hemmung, wenn sie auf dieselben Elemente hemmend wirken; sie vermag aber nicht einen erregenden Impuls in einen hemmenden zu verwandeln.

Die Umwandlung der peripheren Erregung in Erregung und Hemmung und somit das Wesen der Koordination der Bewegungen

gehört hingegen zu der zweiten Art von Centralelementen; dadurch unterscheiden sie sich sowohl von peripherischen Nerven, wie von den motorischen Mechanismen. Diese zweite Art von Centralmechanismen können infolgedessen als Reflexmechanismen im engeren Sinne, oder auch sensible, oder noch besser Koordinationsmechanismen genannt werden.

Anatomisch und hinsichtlich des Rückenmarks werden die ersteren Mechanismen von den Zellen der Vorderhörner dargestellt, darüber ist kein Zweifel — während die letzteren von den Endstätten der afferenten Bahnen (Hinterwurzeln) und den Verbindungszellen und Bahnen zwischen diesen Bahnen und den motorischen Elementen dargestellt werden. Im Rückenmark liegen sie hauptsächlich im Dorsalteil der Grausubstanz (Hinterhörner, Clarkesche Säule etc.), während in den höher liegenden Centren wahrscheinlich ebenfalls von den centralen Endstätten der Bahnen der Sinnesnerven und von den entsprechenden sog. Assoziationszellen dargestellt werden.

Es sei hier noch ausdrücklich bemerkt, dass das entworfene Bild bloss vorläufig für die Reflexbewegungen der quergestreiften Muskeln des Körpers dienen kann. Was die reflektorische Drüsentätigkeit betrifft, so können ebenfalls sekretorische Mechanismen (letzte gemeinsame Strecke) angenommen werden, die von den koordinierenden Sekretionsmechanismen zu unterscheiden wären.

Wir haben aber ausserdem noch andere Bewegungsorgane im Körper, die ebenfalls vom Centralnervensystem geregelt werden und zwar das Herz und das grosse Reich der glatten Muskulatur. Diese Bewegungsorgane haben die gemeinsame Eigenschaft, unter Umständen sich spontan, d. h. ohne Vermittlung des Centralnervensystems zu bewegen. Es ist nun annehmbar, dass dieselben, sowie sie mit hemmenden Nerven, d. h. Nerven, deren künstliche Reizung (Erregung) eine Hemmung in ihnen ausnahmslos hervorruft, versehen sind, motorische Mechanismen im Centralnervensystem besitzen, die immer eine Erregung in Hemmung umwandeln [Verworn (44)]. Etwas entscheidendes können wir aber darüber nicht behaupten, weil es hier an experimentellen Tatsachen fehlt.

Auch für die Wirbellosen gilt vielleicht »mutatis mutandis« Alles was wir bis jetzt in Bezug auf das Rückenmark gesagt haben. Hier bieten manchmal die eigentümlichen Verhältnisse grosse praktische Schwierigkeiten für eine solche Analyse der Reflexerscheinungen, man kann z. B. an ihrem Centralnervensystem recht schwer, oder überhaupt nicht, afferente Bahnen von den efferenten trennen. Für manche Fragen hingegen liegen grade hier die Verhältnisse ganz besonders günstig, wie wir bald sehen werden. (Vgl. Fig. 5.)

Wir können also schliessen, dass man auf Grund theoretischer Erwägungen, die aus den Eigenschaften der Reflexerscheinungen abzuleiten sind, zwei verschiedene Mechanismen im Centralorgane zu unterscheiden hat, erstens die der motorischen Elemente, und zweitens die der sensiblen oder Koordinationselemente; in den letzteren findet die Umwandlung der von der Peripherie durch die afferenten Bahnen aufsteigenden Erregungen, in der Weise, dass sie für einige motorische Gruppen zu Hemmungsimpulsen, für andere zu Erregungsimpulsen werden, sodass eine in Bezug auf den Reiz zweckmäfsige Reaktion (Reflex) entstehen kann. Die motorischen Mechanismen liegen in den Vorderhörnern, die sensiblen hauptsächlich im Dorsalteil des Rückenmarks, oder in den entsprechenden Teilen des übrigen Centralnervensystems.

Auch Hering jun. kommt in seiner Abhandlung (80bis) über die intracentralen Hemmungen zu einer ähnlichen Auffassung; er schliesst z. B. seine Darstellung folgendermafsen: »Die vermittelst des centralen Nervensystems zu der Skelettmuskulatur in Beziehung stehenden centripetalen oder intracentralen Nervenfasern — Koordinationsfasern — besitzen eine doppelte Funktion, d. h. sie vermögen Muskeln in und andere Muskeln ausser Tätigkeit zu setzen bezw. ihr Intätigkeittreten zu verhindern. Diese doppelte Funktion lässt sich durch die Annahme erklären, dass jede dieser Nervenfasern ein doppeltes Wirkungsende besitzt. Vermöge der einen Endigungsweise setzt die Koordinationsfaser Muskeln in Tätigkeit, vermöge der anderen Endigungsweise andere Muskeln ausser Tätigkeit bezw. verhindert ihr Intätigkeittreten«.

2. Experimentelles zur physiologischen Differenzierung verschiedener Mechanismen des Centralnervensystems.

Wir sind also lediglich auf Grund theoretischer Erwägungen und Schlussfolgerungen zu dem Schluss gelangt, dass im Rückenmark im wesentlichen zwei verschiedene Arten von Mechanismen und Elementen in Bezug auf seine Reflexfunktion zu unterscheiden sind.

Hier fügen wir nun hinzu, dass zu dieser Differenzierung ausserdem noch experimentelle Tatsachen angeführt werden können.

Schon der altbekannte Stensonsche Versuch der Abklemmung der Bauchaorta zeigte, dass sich die motorischen Mechanismen des Rückenmarks anders verhalten gegen Erstickung als die übrigen Bestandteile (sensible Mechanismen) des Rückenmarks.

In neuerer Zeit gelang es mir aber, neue experimentelle Tatsachen zur Stütze dieser Differenzierung zu gewinnen. Hierzu habe ich den Weg betreten, den man immer wählte, wenn man verschiedene Elemente physiologisch erkennen wollte, das ist die elektive Wirkung von

Giften. Diese Methode hat sich nach ihrer ersten glänzenden Anwendung durch Bernard mit dem Curare gerade in den letzten Zeiten sehr fruchtbar erwiesen, um physiologisch zusammenhängende Einheiten zu erkennen.

Nun fand ich, dass während Strychnin die sensiblen oder Koordinationsmechanismen des Rückenmarks elektiv affiziert, einige Phenolverbindungen grade die motorischen Mechanismen des Rückenmarks elektiv angreifen.

Die Frage nach dem Angriffsort des Strychnins im Rückenmark der Tiere bildete den Gegenstand zahlloser Untersuchungen. Einige Forscher glaubten auf Grund der erzielten Versuchsergebnisse, diesen Angriffsort in die Vorderhörnerzellen verlegen zu müssen, andere dagegen in andere Elemente des Rückenmarks. Zuletzt kam Verworn (43) auf Grund theoretischer Erwägungen und Betrachtungen zu dem Schluss, dass wahrscheinlich die Strychninwirkung lediglich auf die sensiblen Ganglienzellen des Rückenmarks sich erstrecke.

Bald darauf (49) hatte ich im Laboratorium Verworns das Glück, diese Hypothese über den Angriffspunkt des Strychnins experimentell zu beweisen. Ich beabsichtigte damals die Gifte des Centralnervensystems am Frosche physiologisch eingehend zu untersuchen. Zufällig kam ich gelegentlich meiner Untersuchungen über die chemischen Reize am Grosshirn dieser Tiere auf die Anwendung von Phenol. So sah ich, dass auch dieser chemische Stoff, ähnlich wie Strychnin ein Rückenmarksgift ist, doch mit dem wesentlichen Unterschied, dass das von Phenol herbeigeführte Vergiftungsbild bei genauer Betrachtung grundverschieden ist von dem durch Strychnin hervorgerufenen. So kam ich auf den Gedanken, dass die Verschiedenheiten in beiden Vergiftungsbildern bloss von den verschiedenen Angriffsorten beider Gifte im Rückenmarke abhängen könnten. Ich experimentierte weiter nach diesem Gedankengange und konnte tatsächlich zum Ziele gelangen.

Im folgenden will ich die von mir damals gemachten Erfahrungen kurz zusammenfassen.

Das Vergiftungsbild des Strychnins ist jedem geläufig: im ersten Grade beobachtet man eine Erhöhung in der Reflextätigkeit. indem man durch schwache periphere Reize, die vordem ganz unwirksam blieben, heftige Bewegungen des strychninisierten Frosches auslösen kann. Hierauf steigert sich die Reflexerregbarkeit so ungeheuer, dass auf jeden geringsten Reiz hin die langdauernden tetanischen Anfälle folgen, bei denen alle Körpermuskeln des Tieres zu gleicher Zeit in heftige Kontraktionen geraten. Da die Extensoren ihre Antagonisten in den Extremitäten an Volumen und daher auch an Kraft übertreffen, so erhalten die Tetani den bekannten extensorischen Charakter. (Bei Froschmännchen werden die

vorderen Extremitäten stark flektiert, weil eben bei ihnen die Beuger kräftiger sind als die Strecker.) Zur Zeit dieser tetanischen Anfälle vermag das Tier infolgedessen keine koordinierten Reflexbewegungen auszuführen. Später werden wir aber auf die Besprechung der Art und Weise der Strychninwirkung zurückkommen.

Das Vergiftungsbild der Karbolsäure ist ein ganz anderes, obwohl, wie wir sehen werden, es manche äussere Ähnlichkeiten mit dem des Strychnins beim ersten Anblick bietet. (Dies ist wohl der Grund dafür gewesen, dass man in vielen pharmakologischen Büchern Phenol mit Strychnin und andere mehrere Rückenmarksgifte mit einander ohne Unterscheidung unter einem Paragraphen findet.) Injiziert man unter die Haut eines gewöhnlichen Frosches 0,5 cm^3 einer 0,5 % Phenollösung oder eine noch geringere Menge (stärkere Dosen wirken nachteilig auf andere Centralelemente ein), so beobachtet man nach einiger Zeit den folgenden Symptomenkomplex.

Zunächst beobachtet man, dass auch hier die Reflexerregbarkeit gesteigert ist, jeder schwache Reiz löst heftige Reflexbewegungen aus; ferner erkennt man, dass diese Reflexbewegungen eine abnorme Eigentümlichkeit aufweisen. Die Ausführung derselben erfolgt nicht wie gewöhnlich, sondern sie sind fortwährend durch starkes Zittern rhythmisch unterbrochen. Schliesslich führt der Frosch fortwährend momentane, ziemlich starke Zuckungen der verschiedenen Körpermuskeln aus, die sich unabhängig von einander kontrahieren; einmal erfolgt z. B. die Extension eines hinteren Beines, gleichzeitig die Flexion eines Armes mit Senkung des Kopfes, dann wieder gleichzeitig eine Flexion des hinteren und des vorderen Beines mit Wendung des Kopfes nach rechts u. s. f., ohne deutlichen Zusammenhang, und ohne irgend welche äussere Regelmäfsigkeit.

Werden nun bei einem solchen Frosche die gewöhnlichen Reflexe geprüft, so erkennt man sofort, dass sie noch erhalten sind, bloss ihre motorische Ausführung nicht mehr normal abläuft. Wird er z. B. mechanisch oder elektrisch oder chemisch gereizt, so folgen zunächst noch stärkere Zuckungen, während der Frosch die normalen koordinierten Abwehrbewegungen auszuführen sucht, die aber, von den fortwährenden Zuckungen unterbrochen, nur selten ihr Ziel erreichen.

Vergleicht man nun die beiden Vergiftungsbilder des Strychnins und Phenols, so erkennt man sofort die sie von einander trennenden Hauptunterschiede; dort hatten wir tetanische Anfälle sämtlicher Muskulatur zu gleicher Zeit, hier momentane Zuckungen (die ich als »klonisch« bezeichnete) verschiedener Muskeln, die scheinbar regellos aufeinander folgen, und welche dem Tier das eigentümliche zitternde Aussehen verleihen, dort keine Spur mehr von koordinierten Reflexbewegungen, hier hingegen ist immer bei jedem Reflex die Koordination deutlich vorhanden.

Schon daraus konnte ich damals folgern, dass bei Phenolvergiftung des Rückenmarks der Reflexmechanismus in seinem afferenten (sensiblen) Teile nicht geschädigt, sondern nur die Ausführung der Bewegungen abnorm von klonischen Zuckungen unterbrochen ist, dass der Reflexmechanismus also offenbar nur in seinem afferenten (motorischen) Teile eine Veränderung erlitten hat. Strychnin würde dann hingegen auf die Koordinationscentren des Rückenmarks (Hinterhörner oder überhaupt seinen Dorsalteil) einwirken.

Einen direkten experimentellen Beweis für die angegebene verschiedene Lokalisation beider Gifte im Rückenmark konnte ich nun tatsächlich durch folgende Versuche liefern.

Wir müssen vorausschicken, dass man die nämlichen Vergiftungserscheinungen erhält, wenn man Strychninlösung, anstatt unter die Haut zu injizieren, auf die vom Rücken blossgelegten Rückenmarkscentren durch folgende einfache Methode (48, 49) einwirken lässt. Es wird die Spitze einer Stecknadel mit einer sehr feinen Watteschicht umwickelt und mit dieser abgestumpften Stecknadel, die in die entsprechende Giftlösung eingetaucht wird, vorsichtig die betreffende Stelle des Rückenmarks betupft. Sowie ein Tröpfchen der Lösung mit dem Rückenmark in Berührung kommt, wird es sogleich mit Watte abgewischt, damit es sich nicht ausbreite. Dies wird so oft wiederholt, bis die Vergiftungserscheinungen sich einstellen. Diese Methode gestattet eine ziemlich genaue Lokalisation der Rückenmarksabschnitte, die man mit Strychnin vergiften will, während die übrigen unbeeinflusst bleiben. Dasselbe kann man auch für Phenollösungen vornehmen; für Karbolsäure muss man aber noch einen Umstand in Rechnung ziehen: dies ist die abtötende Ätzwirkung, die bekanntlich vom Phenol, direkt auf alle organischen Gebilde angebracht, entfaltet wird. Durch Phenol können wir infolgedessen auch bestimmte Teile des Rückenmarks ausschalten. Die ersten Erscheinungen, welche sofort nach der Betupfung des Rückenmarkes (z. B. der Pars lumbalis) mit Phenol eintreten, sind in der Tat heftige Abwehrbewegungen der Hinterbeine, die offenbar darauf beruhen, dass zugleich die hinteren Wurzeln chemisch gereizt werden; bei weiterem Betupfen bleiben sie aber völlig aus. Wenn man jetzt die Reflexerregbarkeit prüft, indem man z. B. die Zehen einer hinteren Extremität drückt oder kneift, so sieht man, dass keine Reflexe mehr von diesen Hautorten zu erzielen sind. Es ist vollständige Anästhesie des Hinterkörpers dadurch eingetreten, dass die betreffenden hinteren Wurzeln durch die direkte Ätzwirkung des Phenols zu Grunde gegangen sind. (Die vom Phenol bedingten Veränderungen, direkt auf die nervösen Gebilde angebracht, kann man auch mit blossem Auge erkennen, da die betreffenden Stellen ein eigentümlich weisses Aussehen annehmen.) Gibt man nunmehr die Betupfung auf und wartet eine Weile, so kommen von selbst die bekannten klo-

nischen Zuckungen **der Hinterbeine** zum Vorschein, die man noch deutlicher künstlich hervorrufen kann, wenn man die Schnauze oder die Zehen eines Vorderbeines schwach mechanisch reizt. Offenbar also sind die sensiblen Bahnen von den hinteren Extremitäten her zerstört, dagegen noch diejenigen erhalten, welche, von oben nach unten gehend, das Gehirn und die Centren der Vorderbeine mit denen der Hinterbeine verknüpfen. Indessen ist nochmals hervorzuheben, dass hierbei keine Spur von klonischen Zuckungen an den vorderen Beinen und dem vorderen Teile des Körpers überhaupt zu bemerken ist; hier sind immer nur die gewöhnlichen, normalen Reflexbewegungen vorhanden.

Schon aus diesen Versuchsergebnissen könnte man den Schluss ziehen, dass tatsächlich Phenol auf die motorischen Elemente des Rückenmarks elektiv einwirkt, denn wir wissen aus dem histologischen Bau des Froschrückenmarks, dass die Bahnen, die das Gehirn und die höher liegenden Centralteile mit den unteren Centralteilen des Rückenmarks centrifugal verbinden, lediglich mit den motorischen Elementen der Vorderhörner in Verknüpfung treten.

Wir können aber noch entscheidendere Beweise dafür liefern, dass Strychnin auf die Dorsalteile (Koordinationsmechanismen) und Phenol auf die motorischen Elemente des Rückenmarks elektiv einwirken.

Wir haben eben erwähnt, was für Folgen die direkte Betupfung des von hinten her blossgelegten Rückenmarks oder einzelner Teile desselben mit Phenol hat. Zuerst sterben durch die lokale Ätzwirkung die hinteren Wurzeln, dann später (bei fortgesetzter Betupfung) naturgemäfs die dorsalen Teile des Rückenmarkes ab. Es bleiben nur die Vorderhörner am Leben und die klonischen Zuckungen treten auf. Sollte die Betupfung noch weiter gehen, dann sieht man, dass schliesslich auch dieser Vorderteil des Rückenmarks von der Ätzwirkung des immer tiefer in einer nicht mehr verdünnten Lösung eindringenden Phenols vernichtet wird. Dann hören auch die klonischen Zuckungen auf und man kann selbst durch direkte mechanische oder elektrische Reizung des Rückenmarkes keine Zuckung der betreffenden Muskeln mehr hervorrufen.

Wenn nun die Vermutung, dass Strychnin und Phenol auf verschiedene Elemente des Rückenmarkes einwirken — und zwar das Strychnin auf die dorsalen (sensiblen) Rückenmarksmechanismen, Phenol hingegen auf die motorischen vorderen Elemente —, der Wirklichkeit entspricht, so muss in einem bestimmten Zeitpunkt der Befeuchtung des Rückenmarkes mit Phenol, wenn nämlich die dorsalen Elemente durch die Ätzwirkung dieses Giftes getötet sind, die klonischen Zuckungen aber noch vorhanden sind, eine Betupfung mit Strychninlösung erfolglos bleiben. Die Versuche entsprechen dieser Deduktion in vollem Umfange.

Die Ausschaltung der Dorsalteile des Rückenmarks (durch Betupfung mit Phenol) macht in der Tat die Strychninwirkung vollkommen erfolglos; an einem solchen Tiere kann man nur klonische Zuckungen und niemals tetanische Anfälle durch Strychnin erzielen. Der folgende Versuch scheint mir in dieser Hinsicht entschieden am beweisendsten.

Man betupft mit Phenol nur die Pars lumbalis des von hinten her blossgelegten Rückenmarks bis sämtliche Reflexe von den Hinterbeinen ausbleiben. Dann treten die klonischen Zuckungen entweder spontan oder reflektorisch auf Reizung des vorderen Körperabschnittes auf. Jetzt betupft man das ganze Rückenmark mit Strychninlösung und erhält infolgedessen Tetani sowohl bei den Muskeln der vorderen Körperhälfte, wie auch bei denen der Hinterbeine. Selbstverständlich können diese Tetani nicht durch Hautreizung der hinteren Körperhälfte hervorgerufen werden. Wenn man nun die Pars lumbalis von den höher gelegenen Teilen des Rückenmarks abtrennt, bleiben sofort die Tetani an den Hinterbeinen aus. Reizt man die Pars lumbalis direkt mechanisch oder elektrisch (kurzdauernde schwache Reize!), so treten jetzt nur blitzartige (klonische) Einzelzuckungen bei verschiedenen Muskeln auf, die sich aber nicht mehr gleichzeitig kontrahieren, was sonst auch beim kürzesten Strychnintetanus stets der Fall ist. Auf keinerlei Weise kann man Tetani der hinteren Extremitäten hervorrufen (unter Anwendung, wie gesagt, von schwachen Einzelreizen). Betupft man hingegen das blossgelegte Rückenmark, ohne es vorher mit Karbolsäure zu befeuchten, mit Strychninlösung und trennt dann die Pars lumbalis ab, so kann man Tetani der hinteren Extremitäten entweder reflektorisch oder durch direkte schwache Einzelreize immer erzielen, auch wenn die hinteren Wurzeln durchschnitten wurden, obwohl in dem letzteren Falle, wie unten zu sehen ist, diese Tetani verhältnismäfsig kurzdauernd sind.

Daraus geht also mit Sicherheit hervor, dass die Vorderhörner, d. h. die motorischen Elemente des Rückenmarks der Sitz der spezifischen Phenolwirkung und die sensiblen (Koordinations-)mechanismen des Rückenmarks derjenige der Strychninwirkung sind. Bei dem oben angegebenen Versuch von Wechselwirkung des Phenols und des Strychnins waren die Koordinationselemente der Pars lumbalis durch Phenol vorher abgetötet worden. Die noch lebenden motorischen Mechanismen desselben Abschnittes des Rückenmarks waren aber immer noch in vielfacher Verknüpfung mit den noch lebenden Koordinationselementen der höher gelegenen Partien des Rückenmarkes. Diese wurden nachträglich durch das Strychnin vergiftet und die motorischen Mechanismen der Pars lumbalis konnten, trotzdem sie vorher mit Karbolsäure vergiftet worden waren, durch die Impulse der höher befindlichen Hinterhornzellen in tetanische Erregung versetzt werden. Durch die darauffolgende Abtrennung der Pars lumbalis wurden

diese Verbindungen ausgeschaltet und jetzt blieben die Tetani vollständig aus; man konnte nur die der Phenolwirkung entsprechenden klonischen Einzelzuckungen der verschiedenen Muskeln durch direkte Reizung der Pars lumbalis herbeiführen.

Ein anderes eigentümliches Verhalten, welches ebenfalls die Strychninwirkung von der Phenolwirkung deutlich unterscheiden lässt und unsere Annahme über ihre spezifischen Angriffspunkte in verschiedenen Mechanismen des Rückenmarks schön illustriert, wollen wir hier nicht unerwähnt lassen. Werden bei einem einfach blossgelegten, sonst normalen Rückenmark des Frosches die einzelnen Partien ganz zirkumskript mit einer Phenollösung befeuchtet (z. B. das Lendenmark: Pars lumbalis etc.), so sieht man, dass in diesem Falle die klonischen Zuckungen ausschliesslich in jenen Muskeln erscheinen, die ihre motorischen Centren gerade in dem vergifteten Teile des Rückenmarks besitzen; in unserem Falle bei Befeuchtung der Pars lumbalis, also nur in den Muskeln der Hinterbeine. Mit anderen Worten bleibt die Phenolwirkung streng auf die vergifteten Rückenmarkspartien beschränkt und erstreckt sich nicht auf die anderen nicht direkt vergifteten Centralpartien.

Ganz anders steht es aber mit Strychnin; wird nämlich derselbe Versuch mit Strychninlösung an Stelle der Phenollösung vorgenommen, so sieht man, dass in diesem Falle die bekannte Wirkung auf sämtliche Körpermuskeln des Frosches sich erstreckt. Zur besseren Veranschaulichung dieses eigentümlichen Verhaltens der Strychneinwirkung will ich hier folgenden Versuch, den neuerdings zu anderen Zwecken Max Verworn (155a) ausgeführt hat, mit seinen Worten wiedergeben.

»Einem Frosch wird das Rückenmark seiner ganzen Länge nach freigelegt und dicht unterhalb der Medulla oblongata durchschnitten. Nach Ablauf einer kleinen Pause wird der Frosch an einem Stativ aufgehängt und der Rollenabstand am Schlitteninduktorium bestimmt, der notwendig ist, um mit einzelnen Öffnungsinduktionsschlägen durch Reizung der Zehen an der hinteren Extremität einen auf diese Extremität beschränkten Anziehreflex zu erzielen, und ebenso wird der Rollenabstand bestimmt, der bei Reizung des Daumens nötig ist, um in der Vorderextremität einen lokalisierten Beugereflex hervorzurufen. Es war dazu bei meinen Versuchen in der Regel nötig, die Rollen fast ganz übereinanderzuschieben. Nunmehr wird das Lendenmark ganz lokal strychninisiert. Das geschieht am besten durch dichtes Auflegen eines dünn zu einem Faden zusammengedrehten und vorn scharf abgeschnittenen Wattebausches, der mit einer schwachen Strychninlösung getränkt ist und nach unten herunterhängt. Es kommt hier darauf an, dass die Strychninisierung auch wirklich ganz genau auf das Lendenmark beschränkt bleibt, was sich bei geeigneten Vorsichtsmafsregeln immer erreichen lässt. Durch das Eindringen des Giftes wird die

Erregbarkeit der Hinterhornzellen des Lendenmarks allmählich mehr und mehr gesteigert und man kann bei Reizung der Zehen mit Induktionsschlägen die Entwickelung der Wirkung dieser Erregbarkeitssteigerung Schritt für Schritt verfolgen. Zunächst zeigt sich, dass für die Erzielung eines Beinanziehreflexes in einer hinteren Extremität allmählich immer schwächere Induktionsschläge ausreichen als vor der Vergiftung. Nach Verlauf von 15—20 Minuten ist ein Stadium da, in dem eine schwache Reizung bereits eine heftige Reflexzuckung auslöst, die nicht mehr auf die gereizte Hinterextremität beschränkt ist, sondern auf alle Extremitäten sich ausdehnt[1]). Reizt man dagegen mit der gleichen geringen Reizstärke eine Vorderextremität, so bleibt die Reizung völlig wirkungslos. Um hier einen Erfolg zu erzielen, ist die ursprüngliche Reizstärke nötig, und auch dann bleibt die Reaktion auf die gereizte Extremität beschränkt. Noch etwas später entwickelt sich ein Stadium, in dem eine schwache Reizung, bereits die leiseste Berührung der Zehen einer Hinterextremität mit den Elektroden, einen heftigen tetanischen Krampf im ganzen Körper hervorruft, während die Reizung der Vorderextremitäten noch immer denselben Erfolg liefert, wie anfangs und keine Spur von Ausbreitung der Reizwirkung zur Folge hat. Schneidet man schliesslich zur Kontrolle dafür, dass keine Ausbreitung des Giftes im Rückenmark nach oben hin stattgefunden hat, das Rückenmark zwischen Brustmark und Lendenmark, also oberhalb der Vergiftungszone durch, so kann man sich überzeugen, dass auch nach längerer Zeit die Reflexerregbarkeit im Vorderteil des Tieres keine Steigerung erfährt, während im unteren Teil des Körpers der leiseste Reiz Streckkrämpfe erzeugt.«

Diese Tatsachen sind nur durch unsere Annahme erklärlich, dass nämlich die Phenolwirkung elektiv die motorischen Elemente (Vorderhörner) des Rückenmarks angreift, während die Strychninwirkung elektiv die sensiblen Mechanismen beeinflusst. Denn z. B. wenn die Wirkung der Karbolsäure sich auf die Hinterhornzellen erstreckte, so müssten nicht nur die motorischen Zellen des direkt vergifteten Niveaus in den betreffenden Erregungszustand versetzt werden, sondern auch die höher oben gelegenen Vorderhornzellen, wie beim Strychnin tatsächlich der Fall ist, da bekanntlich die afferenten Mechanismen des Rückenmarks durch ihre Collateralen nicht nur in Verbindung mit den Vorderhornzellen derselben Niveaus stehen, sondern auch mit den höher oben gelegenen motorischen Elementen.

Nur die motorischen Vorderhornzellen sind nicht mit anderen gleichnamigen Elementen des Rückenmarkes in afferenter Verbindung, sondern ihre Ausläufer gehen auf direktem Wege zu den zugehörigen Muskelfasern, und so kann die auf sie spezifisch einwirkende Phenolaktion lokalisiert bleiben.

[1]) Von mir gesperrt.

Auf die Besprechung der allgemeinen Eigenschaften der Giftwirkungen von Phenol und Phenolderivaten, von Strychnin und anderen Giften des Centralnervensystems werden wir weiter unten zurückkommen.

Nach dem Gesagten kann man also die Unterscheidung (Differenzierung) verschiedener Mechanismen und zwar von Koordinationsmechanismen und von motorischen Mechanismen im Centralorgane der Reflextätigkeit jetzt als experimentell sicher gestellt betrachten. Wir werden bald noch weitere spezifische Eigenschaften dieser zwei Grundelemente des Centralorgans kennen lernen.

Hier wollen wir noch hinsichtlich des Angriffsortes der Strychninwirkung im Rückenmark erwähnen, dass bald nach der Veröffentlichung meiner diesbezüglichen Untersuchungen (49) W. Filehne (76), der zu gleicher Zeit und unabhängig von mir Untersuchungen über denselben Gegenstand (75) publiziert hatte, durch welche er aber zu dem Schluss kam, dass Strychnin auf die motorischen Elemente des Rückenmarkes einwirkte, mit einer zweiten Mitteilung seine Schlüsse als irrig erkannte, um den Angriffsort des Strychnins auf die sensiblen Elemente zu verlegen[1]).

Von dem Gedankengang geleitet, auch an Wirbellosen, unter Anwendung derselben spezifischen Gifte, die verschiedenen Hauptmechanismen des Centralnervensystems experimentell zu unterscheiden, nahm ich mir in der Folge vor, ähnliche Untersuchungen an geeigneten Evertebraten in der Zoologischen Station zu Neapel anzustellen. Die von mir bei diesen Untersuchungen erzielten Versuchsergebnisse (144) fielen für meine Theorie durchaus positiv aus, sie stellen ja sogar die beste Bestätigung und Weiterentwicklung der am Frosche gewonnenen Resultate dar, da hier, wie wir sehen werden, die motorischen Mechanismen schon anatomisch vollkommen von den sensiblen (Koordinations-) Elementen des Centralnervensystems räumlich getrennt in verschiedenen Körperteilen liegen können.

Eledone moschata, ein Cephalopode (Tintenfisch), diente mir hauptsächlich für diese Untersuchungen am Centralnervensystem der Wirbellosen, zu denen er besonders geeignet ist. Das Centralnervensystem dieser Tiere besteht bekanntlich aus verschiedenen Ganglienmassen, von denen die wichtigsten am Kopf um den Schlund herum, mit den Sinnesorganen (Augen, Statozysten etc.) und allen übrigen afferenten Bahnen verbunden, liegen. »Dicht hinter dem Schlundkopf,« schreibt

[1]) Einen indirekten Beweis dafür, dass Strychnin nicht spezifisch auf motorische Rückenmarkselemente allein wirkt, sondern vielmehr auf die sensiblen, konnte man aus der Beobachtung der Strychninwirkung bei elektrischen Fischen schon ableiten. Hier sieht man nämlich, dass zusammen mit den Muskelkrämpfen und in einer analogen Weise mehrere Reihen von elektrischen Entladungen stattfinden. (Vgl. Biedermann. Elektrophysiologie, Seite 803).

R. Hertwig in seinem Lehrbuche der Zoologie (7. Aufl.), »wird der Darm von den eng vereinigten Hauptganglien des Nervensystems umfasst; eine dorsale einheitliche Masse repräsentiert die Hirnganglien; durch breite Kommissuren mit denselben vereint und auch von einander wenig gesondert, liegen ventral die Pedal- und Visceralganglien (Visceropleuroparietalganglien), dazu gesellen sich die . . . . . oberen und unteren Buccalganglien. Was aber das Nervensystem der Cephalopoden ganz besonders auszeichnet, sind die G. optica . . . .,« da in der Tat die Augen bei diesen hochentwickelten Weichtieren einen der wichtigsten Sinnesorgane darstellen. Die Gesamtheit dieser Kopfganglien repräsentiert nun den Hauptteil des Centralnervensystems dieser Tiere. Durch eine merkwürdige Konvergenzerscheinung mit den Wirbeltieren finden wir hier sogar, dass diese Ganglien von einem Kopfknorpel umhüllt und geschützt sind.

Ausser diesen Hauptteilen des Zentralnervensystems finden wir aber bei diesen Tieren andere peripher gelegenen Ganglien, die, wie wir sehen werden, von unserem Standpunkt aus von grösster Bedeutung sind. Es sind die ebenfalls sehr ansehnlichen Ganglia stellata oder Mantelganglien, »welche an der Basis der Mantelfalten links und rechts angebracht sind und ihren Namen den in die Mantelmuskulatur ausstrahlenden Nerven verdanken«; sie innervieren ein der grössten Muskelgebiete des Körpers dieser Tiere, nämlich den Mantel, d. h. den muskulösen Hohlsack, der neben den Tentakeln des Kopfes den Hauptteil des Körpers dieser Tiere bildet, und von welchen z. B. die rhythmischen Atembewegungen ausgeführt werden (vergl. Fig. 5).

Die physiologische Rolle, die diese Mantelganglien spielen, welche mit den übrigen höher liegenden Centren durch den paarigen Mantelnerv verknüpft sind, kommt nicht etwa der z. B. eines Abschnittes des ganzen Rückenmarkes, wie etwa der Pars lumbalis desselben, gleich; denn werden diese Ganglien von den übrigen Centren abgetrennt, so kann man an dem Mantel keine reflektorische Bewegung durch Hautreize mehr erzielen, trotz der Anwesenheit der unversehrt gebliebenen Ganglia stellata [v. Uexküll (12)], auch wenn ihre Erregbarkeit durch Phenolvergiftung künstlich gesteigert wurde, wie wir es bald sehen werden. Unter Berücksichtigung der am Froschrückenmark nachgewiesenen verschiedenen Mechanismen, die das Centralorgan zusammensetzen, lag der Gedanke nahe, dass in den Mantelganglien dieser Tiere lediglich motorische Centralelemente vorhanden seien. Die experimentellen Untersuchungen bestätigten vollkommen diese Hypothese.

Die von mir (144) angestellten Experimente über das Centralnervensystem von Eledone unter Anwendung von Strychnin und von Phenol oder Phenolverbindungen, welch letztere eine ähnliche Wirkung haben, wie das Phenol (111), wurden entweder am unversehrten Tiere oder an den

von übrigen Centren abgetrennten Mantelganglien angestellt, die selbstverständlich mit den betreffenden Muskelpartien (Erfolgsorgan) noch normalerweise verbunden waren.

Hier lasse ich einen kurzen Bericht über die Versuchsergebnisse folgen, soweit sie für unsere Frage in Betracht kommen; wegen der Einzelheiten verweise ich den Leser auf das Original.

Wir wollen zunächst den Fall des Strychnins betrachten.

Wird eine normale Eledone in einen Glaszylinder gebracht, welcher Meerwasser und etwas darin gelöstes Strychninum nitricum enthält, so zeigt sie sich zunächst vollkommen ruhig; erst nach einigen Minuten bemerkt man eine überaus starke Erregung des ganzen Tieres. Schon am Anfang der Beobachtung tritt die Entleerung des Tintensackes ein, was zunächst jede weitere Beobachtung erschwert. Nach 15 Minuten Aufenthalt wird das Tier deshalb aus dem strychninhaltigen Gefäss herausgeholt und in reines frisches Meerwasser gebracht. Nun beobachtet man an ihm ganz deutlich die typischen Erscheinungen der Strychninvergiftung: äusserst starke Erhöhung der Reflexerregbarkeit, es genügt die allerschwächste Berührung der Haut oder selbst ein schwacher Stoss an den Tisch, das Glas, um langdauernde tetanische Anfälle der ganzen Körpermuskulatur hervorzurufen; dabei streckt sich das Tier aus, der Rumpf wird hart und steif, stark in der Längsrichtung zusammengezogen, die Tentakel erheben sich steif um den Kopf herum, wie ein harter Kranz, mit ihren Enden spiralförmig nach einwärts eingebogen. Die Tetani, die auch spontan periodisch auftreten, dauern eine gewisse Zeitlang und lösen sich, wie bei Wirbeltieren, in kurzen klonischen Zuckungen der gesamten Körpermuskulatur. Das Tier kann sich nach einer längeren Zeit vollkommen erholen und wieder ganz normal werden.

Nach alledem kann also kein Zweifel bestehen, dass das Strychnin genau dieselbe Wirkung auf das gesammte Centralsystem der Eledone äussert, wie beim Frosche und den anderen Wirbeltieren.

Schneidet man nun einer solchen Eledone, die sich in vollem Ausbruch der durch Strychninvergiftung bedingten Tetani befindet, den Kopf unterhalb der Augen ab, was Abtrennung der sämtlichen Nervencentren mit Ausnahme der Ganglia stellata von der Rumpfmuskulatur bedeutet, sodass die letztere nur mit den Mantelganglien in Verbindung bleibt, so beobachtet man, dass am Rumpf die Tetani absolut und für immer verschwinden und in keiner Weise mehr zu erzielen sind.

Die Mantelganglien stellen also durchaus nicht den Angriffspunkt der Strychninwirkung dar; im Einklang damit steht die andere Tatsache, dass unter Anwendung des isolirten Ganglionpräparates (des sogen. Nerven-

muskelpräparates von Eledone, d. h. Mantelnerv, Mantelganglion, Stellarnerven und die zugehörige Mantelhälfte, siehe Fig. 5) die Betupfung mit 1 prozentiger Strychninlösung absolut gar keine Veränderung in der Erregbarkeit des Ganglions hervorruft. Selbst die Einlegung des ganzen Präparates in strychninhaltiges Meerwasser hat ebenfalls gar keine Veränderung in der Erregbarkeit des Ganglions zur Folge. Somit ist das Strychnin tatsächlich für das Ganglion stellatum der Eledone völlig indifferent, gleichwohl es auf die übrigen Centren desselben Tieres, wie gesagt, in einer ebenso ganz ausgesprochenen Weise einwirkt, wie am Centralnervensystem der Wirbeltiere.

Wie verhält sich nun dasselbe Ganglion stellatum der Eledone gegen Phenolvergiftung?

Zur Lösung dieser Frage habe ich dieselben Versuche mit Phenol oder Resorcin (welches ebenso wirkt, wie das Phenol) wiederholt, wie mit Strychnin. Dazu brachte ich das Versuchsexemplar (eine ganz normale Eledone) in einen weiten Glaszylinder mit 3—5 l Meerwasser, in dem ich zuvor eine reichliche Menge Phenol oder noch häufiger Resorcin aufgelöst hatte. Sofort macht das Tier heftige Abwehr- und Fluchtbewegungen, indem es an den Wänden des Glaszylinders entlang aus dem Wasser herauszukriechen sucht. (Das sind offenbar Reflexe, die durch die chemische Hautreizung der ätzenden Stoffe ausgelöst werden.) Dann aber sinkt es auf den Boden und bleibt eine gewisse Zeit hindurch ruhig sitzend und atmend. Allein nach 15 Minuten beginnt die Erregung von neuem, und diesmal ist sie ganz typisch und durch klonische Krämpfe der gesamten Körpermuskulatur charakterisiert: unaufhörliche, hin und her pendelnde, ziellose Bewegungen der Tentakeln, kräftige, rhythmische Zusammenziehungen des ganzen Mantels, wodurch der Rumpf periodisch die bekannte Gurkenform annimmt. Gleichzeitig beginnt sich der Tintensack zu entleeren, offenbar infolge der starken periodischen Kompression des Bauches. Das Tier wird dann (nach ungefähr 20 Minuten Aufenthalt) aus dem Gefässe herausgeholt und in frisches reines Meerwasser zur weiteren Beobachtung gebracht. Man bemerkt dann zunächst, dass die Haut des ganzen Körpers ausserordentlich tiefrot und braun gefärbt ist, was den starken Kontraktionszustand der Chromatophorenmuskeln bedeutet. Die periodischen (klonischen), kräftigen Kontraktionen des Rumpfes und der Tentakeln kommen immer noch zu stande, denn das Tier erholt sich sehr langsam, sodass ich nach 4—6 Stunden noch dieselben Erscheinungen wahrnehmen konnte. Gewöhnlich (bei nicht sehr starker Vergiftung) überlebt es und nach einem Tage zeigt es sich vollkommen munter.

Daraus ergibt sich also, dass auch das Phenol und die ähnlich wirkenden Phenolderivate genau dieselbe Wirkung auf das Central-

nervensystem der Eledone entfaltet, wie beim Frosche und den übrigen Wirbeltieren.

Wird nun eine solche Eledone, die nach Aufenthalt im Resorcinmeerwasser das typische Bild der klonischen Krämpfe im ganzen Körpermuskeln zeigt, herausgeholt und geköpft, und der Rumpf, der also vom ganzen Centralnervensystem nur noch das Ganglion stellatum enthält, ins reine Meerwasser getaucht, so sieht man, dass diesmal der Mantel die typischen klonischen Krämpfe spontan und in demselben Umfange, wie zuvor beim unversehrten Tiere, zeigt. Wird dann das Ganglion stellatum auf einer Seite exstirpiert, so tritt auf derselben Seite vollständige Ruhe der Mantelhälfte ein, während die entgegengesetzte Seite in ihren klonischen Krämpfen fortfährt.

Daraus ergibt sich also, dass Phenol und ähnlich wirkende Phenolsubstanzen auf das Ganglion stellatum der Eledone moschata direkt einwirken, indem sie die Erregbarkeit seiner Nervenelemente erhöht, und so klonische Krämpfe der Mantelmuskulatur hervorrufen.

Für diesen Schluss sprechen entschieden andererseits auch die am isolierten Ganglionpräparat mit Phenol angestellten Versuche.

Betupft man z. B. das Ganglion eines solchen Präparates z. B. mit 2 %iger Phenollösung, so bemerkt man nach wenigen Minuten zunächst an den Rändern der Muskulatur und dann in der ganzen Ausdehnung der entsprechenden Mantelhälfte eine zunehmende Kontraktionswelle, welche zu einer kräftigen allgemeinen Zusammenziehung der ganzen Mantelhälfte ansteigt. Diese kräftige Zusammenziehung der Muskulatur ist aber nicht etwa dauernd, wie ein tonischer oder tetanischer Krampf, sondern geht nach 1—2 Sekunden vorüber, um nach wenigen Sekunden spontan wieder aufzutreten und so weiter, in einer Zahl von etwa 4—5—6 Kontraktionen in der Minute. Dieser Zustand klonischer Krämpfe dauert lange Zeit an, gewöhnlich solange das Ganglion lebt (mitunter mehr als 2 Stunden).

Wird nun die Erregbarkeit des Ganglion stellatum dabei geprüft, indem man den Mantelnerv elektrisch oder mechanisch reizt, so sieht man ganz deutlich, dass die Erregbarkeit des Ganglions unter der Einwirkung des Phenols ungeheuer gesteigert ist. Bei elektrischer Reizung findet man in der Tat, dass jetzt die Reizschwelle, die z. B. vor der Vergiftung gleich 130 mm RA. war, auf 180 mm, auf 190 mm, auf 200 mm gestiegen ist.

Die Anwendung mechanischer Reize liefert aber ein noch deutlicheres Ergebnis. Während vor der Phenolvergiftung unter normalen Bedingungen die schwachen mechanischen Reizungen des Mantelnerven überhaupt unwirksam sind, hat jetzt die ganz schwache Dehnung des Nerven, die man dadurch erhält, dass man den Faden, an dem in seinem freien Ende

gebunden ist, leicht zieht, eine kräftige Zusammenziehung der ganzen Muskulatur zur Folge, die den oben erwähnten periodischen spontanen Krämpfen vollständig ähnlich ist.

Wird nun das Ganglion exstirpiert, so folgt sofort und für immer vollkommene Ruhe der Muskulatur. Die letztere kann sich zwar kontrahieren, wenn sie direkt oder indirekt durch die Stellarnerven gereizt wird; aber die charakteristischen spontanen Krämpfe finden nicht mehr statt, auch wenn sie nachträglich ins Meerwasser, das Phenol oder Resorcin enthält, für längere Zeit gebracht wird.

Aus alledem können wir mit absoluter Sicherheit schliessen, dass das Ganglion stellatum der Eledone keine Centralelemente enthält, welche vom Strychnin affizierbar sind, während es hingegen Mechanismen enthält, die vom Phenol oder ähnlich wirkenden Phenolderivaten angegriffen werden. Mit anderen Worten können wir behaupten, dass das Ganglion stellatum keine sensiblen (Koordinations-)elemente enthält und dass es nicht die Bedeutung des ganzen Rückenmarks des Wirbeltieres als Reflexorgan besitzt, sondern vielmehr die der motorischen Vorderhörner allein, als rein motorische Mechanismengesamtheit betrachtet.

Dass es übrigens als Centralorgan anzusehen ist, geht deutlich nicht nur aus seinem Verhalten gegen Phenolvergiftung hervor, sondern auch aus der Vergleichung zwischen dem Verhalten des Mantelnerven mit jenem der Stellarnerven gegen elektrische Reize, sowie aus der grossen Empfindlichkeit desselben für Sauerstoffmangel im Gegensatz zu den Stellarnerven, die, wie der Froschischiadicus, überhaupt länger zu überleben vermögen (vergl. auch 145).

Man kann nämlich mit vollem Recht den Mantelnerv als intracentrale Bahn betrachten, die die höheren Kopfganglien mit den motorischen Mechanismen des Ganglion stellatum verbindet, ganz genau wie die Pyramidenbahnen an Wirbeltieren oder überhaupt die Nervenfasern, welche am Rückenmark die verschiedenen Abschnitte derselben mit einander verknüpfen. (Vgl. Fig. 5.)

Ich sehe in diesem eigentümlichen Verhalten der verschiedenen Teile des Centralnervensystems der Eledone gegen Strychnin- und Phenolvergiftung, die bedeutendste Bestätigung und den deutlichsten Beweis für meine Annahme, dass wir im Strychnin und Phenol zwei wertvolle Mittel besitzen, die wir methodisch anwenden können, um wesentlich verschiedene Teile des Centralnervensystems aller Tiere rein physiologisch von einander zu unterscheiden. Und zwar gibt es Teile, welche spezifisch nur auf Phenolwirkung reagieren (klonische Krämpfe), die man als motorische Mechanismen des Centralnervensystems bezeichnen

kann (Vorderhörner des Rückenmarks, Ganglion stellatum der Cephalopoden) und es gibt andererseits Teile, welche spezifisch nur auf Strychninwirkung reagieren (tetanische Krämpfe), welche man als sensible oder besser Koordinationsmechanismen des Centralnervensystems bezeichnen kann (der Dorsalteil des Rückenmarks, die Kopfganglien der Cephalopoden).

Dieses Beispiel elektiver Wirkung verschiedener Gifte für bestimmte Teile des Centralnervensystems ist übrigens in der Physiologie dieses Organes nicht einmal das erste Beispiel. Ich brauche diesbezüglich nur die elektive Wirkung des Nicotins zu erwähnen, welche nach den bekannten Untersuchungen Langleys (111 bis) auf die Ganglien des Symphaticus spezifisch sich entfaltet.

Wir müssen demnach schliessen, dass das Centralnervensystem, welches bisher physiologisch vielfach als eine untrennbare Einheit aufgefasst wurde, wenigstens von zwei verschiedenen Reihen Mechanismen zusammengesetzt ist, die der sensiblen oder Koordinationsmechanismen und die der motorischen (gemeinsame Strecke von Sherrington). Beim analytischen Studium der Reflextätigkeit müssen wir mithin die Funktionen dieser zwei Mechanismen von einander trennen und einzeln feststellen. Die Reflexe, d. h. die komplizierte spezifische Tätigkeit des Centralnervensystems, kommen zustande durch das normale Zusammenwirken dieser zwei Mechanismen, aus denen das Reflexorgan besteht.

Ehe wir uns aber einer synthetischen Zusammenfassung zuwenden, nämlich zu der Erörterung der Frage, wie diese zwei Centralmechanismen durch ihr normales Zusammenwirken die Reflexe vermitteln, müssen wir noch andere spezifische Eigenschaften derselben kennen lernen, wodurch sie sich von einander und von den übrigen Körperorganen weiter unterscheiden.

3. Weitere spezifische physiologische Eigenschaften der afferenten (Koordinations-)Mechanismen und der efferenten (motorischen) Mechanismen des Centralnervensystems.

Besonders durch das Studium des eigentümlichen Verhaltens des Rückenmarks gegen direkte Reizung der hinteren Wurzeln hat man schon längst in der Physiologie eine Zahl von spezifischen Eigenschaften hervorgehoben, die die Tätigkeit des Centralnervensystems von derjenigen der Nerven unterscheiden. Von der einseitigen Auffassung ausgehend, dass die Centralgebilde nur die Funktion der Leitung der Erregung, wie etwa die Nerven, besitzen, fand man zunächst Eigentümlichkeiten in der Leitung der Centren. So fand man z. B., dass diese Leitung mit geringerer Geschwindigkeit durch die Nervenzellen (Reflexzeit) stattfindet —

was aber von anderen bestritten wird, und so allerlei andere negative Eigenschaften, die aber bloss in dem Grade und nicht in der Qualität die Tätigkeit der Centren von derjenigen der peripheren Nervenstämme auszeichnen würden. SHERRINGTON (140) zählt z. B. folgendermafsen diese spezifischen Eigenschaften der Reflexcentren auf: »weniger nahe Übereinstimmung zwischen dem Augenblick des Aufhörens des Reizes und dem Moment des Aufhörens des Endeffektes, d. h. es existiert eine ausgeprägte „Nachentladung"; weniger nahe Übereinstimmung zwischen dem Rhythmus des Reizes und dem Rhythmus des Endeffektes; weniger nahe Übereinstimmung zwischen dem Ausmafs der Intensität des Reizes und dem Ausmafs der Intensität des Endeffektes; beträchtlicher Widerstand gegenüber dem Durchtritt eines einzigen nervösen Impulses, aber der Widerstand wird leicht durch eine Reihe von Impulsen (Summation) überwunden; Irreversibilität der Richtung gegenüber der Reversibilität bei Nervenstämmen,« etc.

Durch Erkenntnis dieser spezifischen Eigenschaften der Centren hat man garnicht alle Merkmale ihrer Funktionen kennen gelernt, durch welche man die Reflexvermittelung und deren Eigentümlichkeiten einigermafsen erklären könnte. Wie mir scheint, ist die Methode nicht vollkommen richtig und zweckmäfsig gewesen, die man zur Lösung dieser Frage vielfach angewendet hat. Man hat nämlich die Centren in einer ganz unnatürlichen Weise zur Tätigkeit zu zwingen versucht und ausserdem hat man dabei den Fehler begangen, das Centralorgan als eine physiologische Einheit zu betrachten, der bloss die Aufgabe der Erregungsleitung obliege.

Denn wenn man künstliche Reize auf die hinteren Wurzeln (oder den centralen Stumpf eines afferenten oder gemischten Nerven, wie z. B. den Froschischiadicus) anbringt, so wird unter Anwendung wirksamer Reize sehr wahrscheinlich in den sämtlichen Nervenbahnen, die im gegebenen Nerven verlaufen, eine dissimilatorische Erregung hervorgerufen, die zu den Centren hin fortgeleitet wird. Hier aber findet, wie wir jetzt wissen, keine einfache Übermittlung der Erregung auf die motorischen Mechanismen statt, sondern, je nach den verschiedenen Nervenbahnen und ihren centralen Verknüpfungen mit den Koordinationsmechanismen, wird die Erregung entweder in Hemmung oder Erregung für bestimmte motorische Elemente umgewandelt: und als Endeffekt können wir entweder eine Kontraktion bestimmter Muskeln oder auch gar keine Zuckung derselben erhalten.

Betrachten wir ein einfaches Beispiel: wir reizen den centralen Stumpf des Froschischiadicus einer Seite und verzeichnen die Zuckungen des M. Gastrocnemius der anderen Seite. Wir wissen nun, dass im N. ischiadicus sowohl afferente Bahnen verlaufen, deren Erregung den Gastrocnemius zur reflektorischen Kontraktion führt, sowie auch afferente Bahnen, deren

Erregung die Hemmung desselben vermittelt. Und was können wir nun als Folge unserer Nervenreizung erzielen? Entweder gar keine Zuckung oder eine Zuckung, die aber niemals die Charaktere eines wirklichen Reflexes haben kann: was im Wirklichkeit immer der Fall ist.

Dann ist es also kein Wunder, dass die Ergebnisse dieser Untersuchungen uns sehr wenig bei der Erkenntnis des Wesens der Reflexvorgänge geholfen haben. Zu besseren Resultaten haben uns hingegen die Untersuchungen geführt, die man am unversehrten Reflexbogen angestellt hat, indem man die peripheren reizaufnehmenden Apparate nicht ausgeschaltet hat.

Einige schlagende Beispiele aus selbst neuesten Untersuchungen, nach dieser für so lange Zeit (z. B. von Wundt) beliebten Methode von Nervenreizungen angestellt, zeigen deutlich die Unzweckmäfsigkeit der Methode, was die allgemeine Physiologie des Centralnervensystems betrifft.

Im ersten Kapitel haben wir z. B. gesehen, wie sehr die Reflexbewegungen von der Reizintensität abhängen, und dass der Grad und der Umfang (Intensität) der ersten, innerhalb gewisser Grenzen, der Stärke der peripheren Reize direkt proportional sind. Wenn man nun diese Gesetzmäfsigkeit die man immer an allen auf natürliche Weise erzielten Reflexen (vergl. z. B. Sherrington, 157) ganz leicht einwandsfrei nachweisen kann, an einem Rückenmarksfrosch durch direkte Reize am centralen Ischiadicusstumpf prüfen will, so ist sie überhaupt kaum mehr experimentell nachweisbar. Dies ist eben der Grund dafür gewesen, dass manche älteren Physiologen diese Eigenschaft des Reflexorgans in offenem Widerspruch mit ganz geläufigen Erfahrungen geleugnet haben. Bezeichnend sind nun in dieser Hinsicht die neuesten Untersuchungen von Pari (122, 123, 159), der sich ausschliesslich dieser Methode bediente, um grade die in Rede stehende allgemeine Eigenschaft der Beziehung zwischen der Reizstärke und der Höhe der Reflexzuckung experimentell nachzuweisen. Er fand dabei viele fast unüberwindlichen Schwierigkeiten und gelangte ausserdem zu z. T. ganz widersprechenden Resultaten.

Diesbezüglich sind aber wiederum andere Versuchsergebnisse dieses italienischen Forschers, der in seinen sämtlichen Untersuchungen ausnahmslos diese Methode angewendet hat, vielleicht noch bezeichnender. Er fand (121), dass man unter gewissen Umständen durch direkte Reize des centralen Ischiadicusstumpfes eines Rückenmarksfrosches anstatt reflektorischer Zuckungen (d. h. dissimilatorischer Erregungen) Erschlaffungen (Verlängerung, d. h. Hemmung) des M. Gastrocnemius der Gegenseite erzielen kann, während man für gewöhnlich durch dieselben Reize reflektorische Zuckungen desselben Muskels erzielt. Untersucht man nun genauer die experimentellen Bedingungen, unter denen Pari diese reflektorische Muskelerschlaffung bekam, so findet man folgendes: »Le prime

mie osservazioni, »schreibt er«, sui fatti, che formano oggetto di questa nota furono accidentali e risalgono al gennaio 1903, quando studiavo sperimentalmente alcune questioni di fisiologia generale dei riflessi, di cui ho altrove parlato. Io solevo incominciare le singole esperienze (stimolazione faradica di uno sciatico — registrazione della contrazione del gastrocnemio del lato opposto) venti minuti o mezz' ora dopochè la rana, di cui mi dovevo servire, era stata decapitata, perché avevo visto che, altrimenti, riuscivo di rado ad ottenere quelle contrazioni riflesse, a cui si riferiva il mio studio. Peró un giorno, avendo incominciate le stimolazioni appena la rana era stata decapitata, vidi la penna segnare, anzichè delle contrazioni, degli allungamenti.«

Diese Angaben sind nun von wertvoller Bedeutung für die Erklärung der vom Verf. gefundenen Tatsachen. Zu seinen Versuchen enthauptete er also die Frösche, was, wie wir oben gesehen haben, eine durchgreifende Störung der normalen Bedingungen in dem Centralorgan infolge der akuten Anämie (Sauerstoffmangel) nach sich zieht. Gewöhnlich tritt durch Sauerstoffmangel — wenigstens in den ersten Stadien — eine Erhöhung der dissimilatorischen Erregbarkeit auf, und das erklärt, warum Pari erst 20 bis 30 Min. nach der Enthauptung des Tieres besser reflektorische Zuckungen erzielen konnte, denn, wie wir sehen werden, der Zustand erhöhter dissimilatorischer Erregbarkeit bedeutet für die Reflexcentren nichts weniger als eine Verminderung ihres Hemmungsvermögens. Reizte nun Pari bald nach der Enthauptung den Ischiadicus, so konnte er eventuell reflektorische Hemmungen (d. h. Erschlaffung des z. T. vorher reflektorisch kontrahierten Gastrocnemius) erzielen: erstens weil er durch seine Reizungen am gesamten Ischiadicus auch solche Nervenbahnen traf, die normalerweise u. A. Hemmung des Gastrocnemius durch Vermittlung der sensiblen Rückenmarkselemente hervorrufen, und zweitens weil die intimen Stoffwechselbedingungen dieser Centren noch nicht so sehr von den normalen abweichend waren.

Unsere Kritik betrifft natürlich nicht die ähnlichen Untersuchungen, die man an motorischen Nerven angestellt hat, um deren Funktion zu studieren, denn in den Nerven haben wir ein Organ, das durch diese Methode der künstlichen Reize, auf jeden beliebigen Punkt seiner Länge angebracht, wohl experimentell zu erforschen ist. Seine Funktion ist eben die der Leitung der Erregung, die er gar nicht umzuwandeln vermag.

In noch unnatürlichere Verhältnisse versetzt man aber die Reflexcentren, wenn man, wie vielfach gemacht wurde, durch Strychnin oder durch andere Mittel, die, wie wir sehen werden, die Hemmungswirkungen beseitigen, ihre normalen Zustände künstlich noch ändert.

Der weitere irrige Punkt ähnlicher Experimente besteht in der Voraussetzung, dass das, was man dabei feststellt, lediglich auf eine einzige Art

Elemente des Reflexorgans zurückzuführen sei. Dagegen werde ich zeigen können, dass die eben erwähnten spezifischen Eigenschaften hauptsächlich den (sensiblen) Koordinationsmechanismen zukommen. Die motorischen Mechanismen verhalten sich anders, indem sie viele Ähnlichkeiten mit den Nerven darbieten.

Diese Bemerkungen gelten immer für alle solche Versuche, bei denen das Reflexorgan als ein einziges Organ betrachtet wird: dabei bezieht man die experimentell gewonnenen Resultate auf das ganze Rückenmark, welches wie ein System einer einzigen Art Ganglienzellen betrachtet wird, während sie vielmehr für die afferenten Mechanismen in Wirklichkeit gelten.

Nach diesen kritischen Bemerkungen bezüglich der bisher festgestellten Tatsachen wollen wir in aller Kürze die weiteren spezifischen Eigenschaften der zwei Grundmechanismen des Reflexorgans zusammenfassen, soweit die vorliegenden Untersuchungen es uns gestatten.

Eine der auffallendsten Erscheinungen bezüglich des eigentümlichen Verhaltens des Centralorgans gegen äussere künstliche Reize, auf die afferenten Nerven direkt angebracht, ist die, wie gesagt, dass es im Gegensatz zum in einer gleichen Weise indirekt gereizten Muskel dadurch ganz wenig, wenigstens scheinbar, in Tätigkeit versetzt wird. Dies ist wohl eine der längst bekannten Tatsachen, die man immer wieder bestätigen kann.

Wird z. B. der centrale Ischiadicusstumpf eines sonst normalen Rückenmarksfrosches mittelst rhythmisch einwirkender Induktionsschläge gereizt, so sieht man hin und wieder unregelmäfsige, reflektorische Zuckungen des gegenüberliegenden Gastrocnemius auftreten, während bei gleicher Reizung des motorischen Nerven jeder Reiz mit einer Zuckung beantwortet wird. Man kann die Stärke des Reizes beliebig variieren, das Resultat bleibt immer das gleiche. Die Centren sind scheinbar beinahe unerregbar für solche Reize. Auch wenn man die Reizfrequenz ändert und den Wagnerschen Hammer des Schlitteninduktoriums in Tätigkeit setzt, so verändert sich doch das Bild kaum. Es können — wie dies meistens der Fall ist — zu Beginn der Reizung einzelne reflektorische Zuckungen auftreten, dann aber gerät das Präparat in vollkommene Ruhe, die manchmal in der Folge dann und wann von anderen unregelmäfsigen reflektorischen Zuckungen unterbrochen werden kann. Reflektorischer Tetanus tritt unter normalen Zuständen des Versuchstieres dadurch niemals auf! Wirkt aber derselbe Reiz auf einen motorischen Nerven, so entsteht bekanntlich ausnahmlos der deutlichste und längste Tetanus des Muskels.

Dieses eigentümliche Verhalten der Centren führte zur Annahme, dass die Nervenzellen der Fortleitung des Erregungsprozesses und daher

wohl auch der Erregung selbst einen gewissen Widerstand darbieten (BIEDERMANN, 10bis). Dies wäre also eine Eigenschaft der Nervencentren, die aber wohl in direkten Widerspruch mit der anderen, allgemein anerkannten Tatsache gerät, dass die Centren als eine Art von Energiespeicher (Akkumulatoren) zu betrachten sind, die man durch geringfügige Reizung zu einer explosiven Entladung veranlassen kann.

Nach der obigen Auseinandersetzung scheint indessen, dass dieses eigentümliche Verhalten des normalen Rückenmarks gegen indirekte Reize, auf die afferenten Nervenbahnen angebracht, wohl auf spezifische physiologische Eigenschaften der afferenten (Koordinations-)Mechanismen allein zurückzuführen ist, denn gerade diese Elemente werden zunächst von den aufsteigenden Erregungen betroffen.

Ist diese Annahme wirklich zutreffend, so müssten wir erwarten, dass diesbezüglich die motorischen Elemente sich anders verhalten. Man kann nun experimentell am besten durch den folgenden Versuch diese Annahme tatsächlich nachweisen.

Wir müssen also die motorischen Rückenmarkselemente, die dem Gastrocnemius entsprechen, künstlich reizen, ohne Vermittelung der sensiblen Elemente. Man könnte dazu die Pars lumbalis selbst direkt reizen nach Ausschaltung der Koordinationselemente; unter Anwendung elektrischer Reize könnte man aber in diesem Falle nicht die gleichzeitige Einwirkung auf die vorderen Wurzeln ausschliessen. Es bleibt nichts anderes übrig, als die Med. oblongata bezw. den obersten Teil des Rückenmarks direkt zu reizen; hier werden die Erregungen durch die herabsteigenden Nervenbahnen — die das Gehirn und die motorischen Elemente der Pars lumbalis verbinden — zu den letzteren fortgeleitet. Falls die Synapsen, d. h. die Übergangsstellen zwischen den Endigungen dieser Bahnen und den motorischen Elementen keine Hemmungswirkungen hervorrufen, müssten wir unbedingt Tetani des Gastrocnemius erzielen, wenn wir tetanisierende Reize anwenden. Das ist nun in Wirklichkeit der Fall. Ich will hier das Ergebnis eines solchen Versuches wiedergeben (132).

Es wurde ein isoliertes Rückenmarkspräparat (133) von einem normalen Frosche angefertigt, indem die Med. oblongata in ihrem höheren Teil durchschnitten wurde. Das Präparat wurde auf eine Glasplatte gebracht und ein paar Platinelektroden auf den Rückenmarksschnitt gelegt. (Das Präparat reagiert vorzüglich reflektorisch auf jede leiseste Berührung der Fusshaut.) Dann wird diese Stelle des Rückenmarks mit tetanisierenden Induktionsströmen gereizt und dabei stellt sich heraus, dass ganz deutliche und langdauernde Tetani am Unterschenkel zum Vorschein kommen, bei einer Reizintensität von 200 mm Rollenabstand. Hierauf wird die Grenze zwischen Pars lumbalis und brachialis des Rückenmarkes mit einer Pinzette gequetscht, ohne aber das Rückenmark

in seiner Kontinuität zu trennen. Dann wird nochmals, wie oben, die Med. oblongata gereizt; es konnte gar kein Erfolg erzielt werden, selbst wenn die zweite Rolle vollkommen auf die erste geschoben wurde. Die Elektroden wurden dann tiefer, ungefähr auf die Stelle des Austrittes des 3. Spinalnerven gesetzt; nur dann konnte man bei einer Reizstärke von 60 mm Rollenabstand Tetani am unteren Schenkel durch Stromschleifen hervorrufen. Es sei übrigens bemerkt, dass man am Ende des Versuches noch deutliche Reflexe von der Fusshaut aus erzielen konnte.

Daraus ergibt sich also: 1. dass die motorischen Elemente des Rückenmarkes immer imstande sind, tetanische Erregungen zu vermitteln, d. h. dass sie die Fähigkeit haben, genau wie der motorische Nerv selbst, auf künstliche Reizerregungen mit dissimilatorischen Erregungen zu reagieren, und 2. dass die Synapsen der herabsteigenden Cerebrospinalbahnen keine Hemmungswirkungen (d. h. Umwandlung einer Reizerregung) in den motorischen Elementen hervorzurufen vermögen.

Mithin ist die oben besprochene Eigenschaft des Reflexorgans gegenüber künstlichen Reiz, auf seine afferenten Bahnen angebracht, diese Erregungen nicht ohne Weiteres als Erregungen (Kontraktionen) des Gastrocnemius fortzuleiten und zu reflektieren, eigentlich bloss eine spezifische Eigenschaft eines Teiles seiner integrierenden Elemente und zwar der afferenten (Koordinations-)Mechanismen. Wir können also nicht mehr ohne weiteres im allgemeinen behaupten, dass die Nervenzellen der Fortleitung der Erregung einen gewissen Widerstand darbieten. Das trifft im grossen und ganzen für die sensiblen Mechanismen zu, wenn man damit meinen wollte, dass sie Reizerregungen in Hemmungen umzuwandeln vermögen. Es trifft aber nicht mehr zu, falls man andere Nervenzellen, nämlich die motorischen Rückenmarksmechanismen, in Betracht zieht.

Eine weitere spezifische Eigenschaft der motorischen Elemente scheint nach den von Fienga unter meiner Leitung neuerdings angestellten und demnächst erscheinenden Untersuchungen am isolierten Froschrückenmark darin zu bestehen, dass sie durch direkte starke einzelne Reize (mechanische oder Öffnungs- resp. Schliessungsschläge) in eine langdauernde Tätigkeit versetzt werden, sodass man dadurch langdauernde Tetani oder fibrilläre Zuckungen der betreffenden Muskeln erzielt. Schon Birge (4) sah, dass »den grossen Ganglienzellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks — (des Frosches) — die Befähigung zukommt, durch einen kurz dauernden Anstoss, wie z. B. durch einen Nadelstich in eine sehr dauerhafte Erregung zu geraten. Hierdurch zeichnen sie sich jedenfalls vor den aus ihnen entspringenden Nervenwurzeln aus. Voreilig — fügt er hinzu — wäre es jedoch, den eben abgeleiteten Schluss dahin zu erweitern, dass die grossen Ganglienkörper jeden gleichwie beschaffenen Anstoss von kurzer Dauer, welcher sie

trifft, als einen tetanisierenden Reiz fortzupflanzen gezwungen wären: denn die noch so rasch eingesetzte und wieder gehobene Nadelspitze hinterlässt ohne Zweifel eine Verletzung der Struktur, welche innerhalb des Ganglienkörpers ganz anders als in den Nervenröhren wirken, namentlich aber in den ersteren an und für sich als ein dauernder Reiz wirken könnte.« Leider hat Birge keine weiteren Untersuchungen unter Anwendung von anderen nicht so tiefgreifenden mechanischen Einzelreizen ausgeführt; deshalb können wir nicht — wie er selbst zugibt — allein daraus eine spezifische Eigenschaft der motorischen Rückenmarkszellen erschliessen. Dasselbe gilt für die von Marchand (3) unter Anwendung elektrischer Einzelreizen ausgeführten Untersuchungen. Er sah, dass »es in der Tat gelingt, durch einzelne sehr starke Schliessungs- und noch besser Öffnungsschläge, die durch das Rückenmark — (ebenfalls des Frosches) — in seiner Längsrichtung gesandt werden, einen heftigen Tetanus der vom Rückenmark aus innervierten Muskeln zu erhalten, der bis zu mehreren Minuten anhielt. Die Erscheinung bietet einige Ähnlichkeit mit dem Tetanus, den man durch mechanische Zerstörung des Rückenmarkes hervorrufen kann.« Aus diesen Versuchsergebnissen kommt er zum folgenden Schluss:

»Ich glaube, dass man diesen Tetanus nur auf die eigentlich centralen Apparate des Rückenmarks beziehen kann, die ja hier direkt vom Induktionsschlag getroffen werden. (Der motorische Nerv gibt, wie schon oben bemerkt, mit diesen Reizen nur eine einfache Zuckung.) Derselbe würde also gleichfalls einen Beweis dafür liefern, dass centrale Apparate durch einen einmaligen, äusserst kurz dauernden Reiz von genügender Stärke in lange anhaltende Erregung versetzt werden können, die im allgemeinen mit der Reizstärke zunimmt.«

Dieser so allgemein ausgedrückte Schluss ist wohl heute aus mehreren Gründen nicht mehr haltbar, vor allem aber, weil der Verf. nicht genauer den Angriffsort dieser Wirkungen lokalisiert hat. Vor kurzem gelang es uns indessen, wie gesagt, diesen Angriffsort in den motorischen Centralelementen genau zu lokalisieren, sowohl hinsichtlich mechanischer, wie elektrischer Einzelreize. (Vergl. die demnächst erscheinende Mitteilung.)

Eine weitere Eigenschaft, die die motorischen Mechanismen gegenüber den sensiblen ebenfalls charakterisiert, ist die, dass die ersteren unter verschiedenen Einflüssen (Narkose, Erstickung) später sterben als die sensiblen, welche sehr früh angegriffen und gelähmt werden, dass also die ersteren eine verhältnismäfsig grössere Widerstandsfähigkeit und Lebenszähigkeit besitzen als die letzteren. Für diese Eigenschaft spricht bekanntlich an Warmblütern der Stenson'sche Versuch der Bauchaortaabklemmung. Am Froschrückenmark kann man sich sonst verschiedenerweise von dieser Eigenschaft leicht überzeugen. Narkotisiert man z. B. einen Frosch so tief, dass weder die Atembewegungen, noch andere

Reflexe mehr vorhanden sind, und öffnet jetzt, die Narkose immer fortsetzend, den Wirbelkanal, so sieht man, dass die motorischen Elemente der Vorderhörner noch erregbar sind; man braucht nur die Med. oblongata mechanisch oder elektrisch zu reizen, um Bewegungen der Hinterbeine auszulösen. Dasselbe Resultat ergibt sich, wenn man dem Frosch das Herz abklemmt (Erstickung). Nach etwa $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunde sind alle Reflexe vorüber, das Tier liegt wie tot da. Wenn man jedoch gleich das Rückenmark freilegt, so kann man sich ebenso wie beim vorigen Versuche davon überzeugen, dass die motorischen Elemente noch leben. Wird aber etwas länger gewartet, so sind auch diese bereits gestorben, da keine Zuckung der hinteren Extremitäten bei Reizung der Med. oblongata mehr auftritt; die Nervenstämme leben hingegen bekanntlich noch eine lange Zeit, nachdem alle Centren gestorben sind.

4. Physiologische Wirkung der verschiedenen Gifte des Centralnervensystems.

Im Obigen haben wir versucht, nachzuweisen, dass man durch die spezifische elektive Wirkung von zwei verschiedenen Giften des Centralnervensystems, wie Strychnin und Phenol, zwei integrierende Bestandteile des Reflexorgans experimentell von einander trennen kann. Nebenbei haben wir noch gesehen, dass die Wirkung dieser zwei Centralnervensystemgifte auch in ihren äusseren Symptomen von einander verschieden ist, obwohl beiden der Umstand gemeinsam ist, die Reflexerregbarkeit zu erhöhen: das eine bedingt in seinem äussersten Einwirkungsgrad Tetani (Strychnin), das andere hingegen klonische Krämpfe (Phenol); das erste hebt jede Koordination der Reflexbewegungen auf, das andere verhindert nicht die koordinierten Bewegungen, es ändert bloss die normalen Merkmale der Ausführung derselben.

Nun ist es eine wohlbekannte Tatsache, dass im allgemeinen eine Reihe von durch an sich verschiedene pathologische Einflüsse bedingten Störungen der Funktionen des Centralnervensystems, genau wie die vom Strychnin herbeigeführten, sich äussert. Ich brauche nur an die so zahlreichen Tetaniefälle der menschlichen Pathologie des Centralnervensystems, die ihren Ursprung ganz verschiedenen Ursachen verdanken, sowie an die von Tetanusbazillen bedingte Krankheit zu erinnern, dann an die Tetani der sogen. Tenner-Kussmaul schen Krämpfe durch Asphyxie, sowie an die Tetani, die durch andere Gifte (Koffeïn, Brucin etc.), hervorgerufen werden. Was ist denn allen so verschiedenen Einflüssen gemeinsam, damit sie alle dasselbe Symptomenbild erzeugen? Dass sie alle auf das Centralnervensystem einwirken, das steht ja ohne Zweifel sicher; ferner ist es auch eine sichergestellte Tatsache, dass bei allen solchen Zuständen

die Reflexerregbarkeit stark erhöht ist, ja die Erhöhung der Reflexerregbarkeit stellt sogar die erste Stufe des von ihnen herbeigeführten Symptomenkomplexes dar.

Andererseits gibt es wiederum an sich ganz verschiedene Einflüsse, die schliesslich dieselben Störungen bedingen wie die Phenolvergiftung (Zittern bei Ausführung von Reflexbewegungen, klonische Krämpfe).

Man darf wohl die Annahme aufstellen, dass es den ersten Einflüssen gemeinsam ist, auf die Koordinationsmechanismen des Centralnervensystems, grade wie das Strychnin, einzuwirken und dass den letzteren Einflüssen im allgemeinen gemeinsam ist, auf die motorischen Elemente ihre erregbarkeitserhöhende Wirkung zu entfalten.

Mit dieser Annahme haben wir aber gar nichts oder ganz wenig gewonnen, wenn wir nicht den physiologischen Mechanismus zu erklären versuchen, durch welchen Strychnin, oder wenn man will, jede erregbarkeitserhöhende Wirkung der Koordinationsmechanismen Tetani zur Folge hat, während hingegen Phenol, oder im allgemeinen jede erregbarkeitserhöhende Wirkung der motorischen Bestandteile des Reflexorgans klonische Krämpfe mit ihren Eigentümlichkeiten bedingt.

Zur Lösung dieser Frage können wir nun einige experimentelle Daten heranziehen, die uns einen tieferen Einblick in diese intimen Vorgänge des Centralnervensystems gewähren.

a) Wirkung des Strychnins und das Zustandekommen reflektorischer Tetani.

Ehe wir an die Besprechung dieser speziellen Untersuchungen herantreten, müssen wir zur ersten Orientierung einige allgemeine Merkmale der Giftwirkungen hier kurz erwähnen. Im allgemeinen nimmt man an, von der theoretischen Anschauung der »spezifischen Energie« jeder differenzierten lebendigen Substanz ausgehend, dass jeder Einfluss, der die Lebenserscheinungen irgendwie zu verändern vermag, entweder sie verstärkt (Erregung) oder sie vermindert (Lähmung), d. h. nur quantitative Veränderungen und nicht qualitative Veränderungen herbeiführt; so kann man z. B. an einem Muskel durch Pilokarpinwirkung seinen Kontraktionszustand oder seine Erregbarkeit verändert sehen, aber nicht, dass er infolgedessen etwa zum Sitz von Sekretionserscheinungen wird.

Wird dieser allgemeine Begriff auf den Fall des Centralnervensystems angewandt, so kann man die Gifte desselben ebenfalls in zwei Abteilungen einreihen, diejenigen nämlich, welche seine Tätigkeit herabsetzen (z. B. Narkotika) und diejenigen, welche seine Tätigkeit erhöhen. Zu dieser zweiten Reihe gehören offenbar die in Rede stehenden Gifte, d. h. Strychnin und Phenol.

Nun ist die erste Frage, welche bei der Erörterung des Problems nach dem Mechanismus dieser erregenden Giftwirkungen von selbst auftaucht, die folgende: von welcher Natur und Art ist die Tätigkeit der Centralelemente, die durch diese Gifte hervorgerufen wird?

Wir sahen im vorangehenden Kapitel, dass man dem Centralnervensystem aller Wahrscheinlichkeit nach bloss eine reflektorische Tätigkeit zuschreiben muss, d. h. dass die Centralelemente nur dann diejenigen Veränderungen (Entladungen) in ihrem Stoff- und Energiewechsel erfahren, welche die Zusammenziehungen (bezw. Erschlaffungen) der betr. Muskeln bedingen, wenn peripherische Reize die afferenten Organe affizieren; diese Eigentümlichkeit der Tätigkeit des Centralnervensystems wäre eben eine notwendige Vorbedingung für das harmonische und zweckmäfsige Ablaufen seiner Schutzfunktion im gesamten Organismus.

Bei diesen Giftwirkungen, z. B. nach Strychnininjektion sehen wir nun, dass das Centralnervensystem Bewegungen der sämtlichen Körpermuskeln vermittelt, die scheinbar ganz spontan auftreten, ohne dass periphere Reize einzuwirken brauchen. Hier also könnte man annehmen, dass die Centren eine wirklich automatische Tätigkeit unter dem Einfluss dieser erregbarkeitserhöhenden Gifte zu entfalten vermögen. Wäre dies in Wirklichkeit der Fall, so hätte man einen experimentellen Anhaltspunkt für die Theorie der automatischen Tätigkeit der Centralelemente im allgemeinen. Dasselbe würde natürlich auch für Phenolwirkung gelten, da auch hier die klonischen Krämpfe scheinbar ohne jegliches Eingreifen peripherer Reizwirkungen auftreten.

Wird aber die Richtigkeit dieser Annahme der automatischen Tätigkeit der Centren unter dem Einfluss dieser Gifte experimentell näher geprüft, so gelangt man leicht zu einer absoluten Widerlegung derselben: denn man kommt dabei mit vollkommener Sicherheit zu dem gegenteiligen Schluss, dass die Tätigkeit des Centralnervensystems auch unter diesen Zuständen äusserster Erregbarkeitserhöhung lediglich eine reflektorische ist.

Wir wollen zunächst den Fall des Strychnins betrachten.

Wenn man bei einem mit Strychnin vergifteten Frosch zu Beginn der tetanischen Anfälle die Medulla oblongata abtrennt, so sieht man, dass zuerst die Tetani vollständig ausbleiben, allmählich aber, nachdem der Shock infolge der Operation vorüber ist, wieder zurückkehren, so dass man nur eine geringe Abnahme ihrer Intensität beobachtet, wenn man die Haut des Frosches berührt oder ihn anderweitig reizt. Es besteht jedoch ein grosser Unterschied zwischen einem normalen Strychninfrosch und einem solchen mit abgetrennter Medulla oblongata. Bei einem Rückenmarksfrosch treten nämlich spontan, d. h. ohne Hinzutreten eines äusseren Reizes (Druck, Stich usw.) gar keine

Tetani auf; ein solcher Frosch kann, wenn man jede äussere Reizung vermeidet, sterben, ohne dass ein Tetanus eingetreten wäre. Man kann sich von dieser wichtigen Tatsache immer leicht überzeugen, indem man einen solchen Strychninfrosch mit abgetrennter Med. oblongata in einer feuchten Kammer — z. B. unter eine Glasglocke — legt und jede äussere Reizung fernhält. Zur genauen Beobachtung jeglicher Bewegungen legte ich längs der Konturen des ganzen Körpers Wattebäuschchen, ohne natürlich die Haut selbst zu berühren. Nun stellt sich tatsächlich heraus, dass während der darauffolgenden ganzen Zeit keine Bewegung vom Frosche ausgeführt wird. Er stirbt unter dem Zustande einer maximalen Erhöhung der Reflexerregbarkeit, ohne dass die geringste Muskelzuckung zustande kommt.

Wenn man andererseits sämmtliche hinteren Rückenmarkswurzeln abschneidet, ohne die Med. oblongata abzutrennen, und dann den Frosch mit Strychnin vergiftet, so kommen Tetani »spontan«, d. h. offenbar auf Reizungen der Sinnesorgane (Auge, Ohr) hin oder nach Reizung des Kopfes zu stande.

Diese Versuche zeigen ganz klar, dass zum Zustandekommen der Tetani bei der Strychninvergiftung die Reizung von afferenten Bahnen eine notwendige Bedingung ist. Dabei spielen die mannigfaltigsten Reflexbahnen des Gehirns eine besonders wichtige Rolle. Werden diese peripheren Reize des Gehirns ausgeschaltet, dann können trotzdem noch Tetani erzielt werden, und zwar genügt hiezu eine momentane Berührung der Haut, um unter diesen Umständen die stärksten und anhaltendsten Tetani zu verursachen.

Schneidet man nun bei einem Frosche sämtliche hinteren Wurzeln des Rückenmarks durch, trennt das Rückenmark von den höher gelegenen Centralpartien ab und betupft dann das blossgelegte Rückenmark mit Strychnin, so kommen, wie schon vor mir H. E. Hering (10) beobachtet hatte, Tetani weder spontan (d. h. durch Reize der höheren Sinnesorgane) zu stande, da keine Erregungen vom Gehirn herabkommen können, noch auf mechanische oder elektrische Reizung der Haut hin, da die afferenten Rückenmarksbahnen unterbrochen sind. Es bleibt also nur noch die direkte Reizung des Rückenmarkes selbst. In der Tat treten unter diesen Zuständen nach einzelnen schwachen Reizungen (mechanisch oder elektrisch) des Rückenmarkes Tetani auf: sie sind aber ausserordentlich kurz dauernd und unvergleichbar mit denjenigen von Fröschen, bei denen die Hinterwurzeln unversehrt sind. Ferner bemerkt man, dass diese Tetani doch langdauernder werden, wenn man an Stelle der Einzelreize tetanisierende Dauerreize anwendet: dann erkennt man sofort, dass die Länge der Tetani mit der Reizdauer zusammenfällt.

Aus diesen Versuchen ergibt sich also, dass die Wirkung des Strychnins auf die Koordinationselemente des Rückenmarks nur darin besteht, dass es deren dissimilatorische Erregbarkeit erhöht, d. h. sie auf jeden beliebigen peripheren Reiz erregbar macht, mag er ganz schwach sein, der bei einem normalen Tiere erfolglos bleibt, oder selbst in eine Hemmung umgewandelt wird. Die Tetani kommen demnach nicht durch einen inneren automatischen Vorgang in den Centren unter der Einwirkung des Strychnins zu stande: es ist dazu ein zweiter Faktor unbedingt notwendig, d. h. das Hinzutreten von äusseren Reizen, welche durch die sensiblen Bahnen, oder durch direkte Einwirkung zu den Centren gelangen.

Man könnte nun immerhin annehmen, dass nach der ersten Reizwirkung der Tetanus durch einen inneren Entladungsvorgang in den Centren sich von selbst (automatisch) weiter entwickele. Diese Möglichkeit ist aber durch den zuletzt angeführten Versuch vollkommen ausgeschlossen. Denn wenn die sämtlichen sensiblen Bahnen, welche weitere Reizimpulse den Centren zuführen können, ausgeschaltet sind, so bleiben auch die Tetani aus; und wenn sie durch direkte Einzelreizung des Rückenmarks hervorgerufen werden, so sind sie ganz kurz, wenn man hingegen dazu Dauerreize anwendet, so steht ihre Länge immer im Verhältnis mit der Reizdauer.

Man muss also annehmen, dass zur vollständigen Entwickelung der gewöhnlichen langdauernden Tetani immer neue Reizungen von der Peripherie her durch die sensiblen Bahnen (hinteren Wurzeln) zu den Rückenmarkscentren gelangen müssen. Ich unterschied damals die Hautreizung oder im allgemeinen die Sinnesreizung, welche reflektorisch die erste Zuckung hervorruft, als primäre Reizung, auf diese folgen dann weitere periphere Reizungen, die ich als sekundäre bezeichnete, die nach der ersten Zuckung entstehen und welche die tetanischen Kontraktion der Muskeln bedingen, bis die für den Augenblick erschöpften oder ermüdeten Centren gegen Reize überhaupt nicht mehr empfindlich sind (Refraktärstadium von Verworn).

Ich konnte nun feststellen, dass diese sekundären Reize, die am sonst unversehrten Rückenmarksfrosch von selbst in seinem Körper entstehen, hauptsächlich von den afferenten Muskelnerven (Sehnen und Gelenken) — proprio-receptives Feld nach Sherringtons Bezeichnung — die normalerweise die sog. reziproke Innervation antagonistischer Muskeln ermöglichen — ausgehen, die offenbar bei der ersten, durch die primäre (extero-receptives Feld) Hautreizung reflektorisch entstehenden Zuckung und dann durch die darauffolgenden Zuckungen der betreffenden Muskeln gereizt werden.

Diese Erklärung des Strychnintetanus stimmt vollkommen mit der gewöhnlichen Anschauung vom Wesen des Tetanus überein, nach welcher der Tetanus durch viele, schnell aufeinander folgende Reizungen zu stande kommt, und anhält, so lange die lebendige kontraktile Substanz infolge der eintretenden Ermüdung (oder Erschöpfung) gegen die Reize momentan unempfindlich geworden ist.

Bezüglich der intimen Strychninwirkung auf die Koordinationsmechanismen des Rückenmarks kann man aus der obigen Darstellung folgern, dass das Strychnin, indem es die dissimilatorische Erregbarkeit dieser Elemente ungeheuer erhöht, das Hemmungsvermögen derselben aufhebt, sodass sie dann nicht mehr imstande sind, periphere Reize in Hemmung für bestimmte motorische Gruppen umzuwandeln; jeder periphere Reiz bedingt in ihnen eine dissimilatorische Erregung, was natürlich jede Koordination vernichtet.

Bei näherer Betrachtung der Strychninwirkung erkennt man in der Tat, dass sie hauptsächlich darin besteht, dass die durch periphere Reize zu den Centren gelangenden Erregungen, die normalerweise von den Koordinationsmechanismen zum Teil in Hemmung bestimmter motorischen Gruppen umgewandelt werden, jetzt unter dem Strychnineinfluss ausnahmlos als Erregungen übermittelt werden. Mit anderen Worten wirkt das Strychnin durch Steigerung der dissimilatorischen Erregbarkeit in den Koordinationsmechanismen derart, dass sie nicht mehr imstande sind, Hemmungswirkungen zu entwickeln. Dieser Umstand erklärt das bei der Strychninvergiftung immer beobachtete Ausbleiben jeglicher koordinierten Bewegungen, und andererseits spricht er für die Auffassung betreffend das Wesen der Hemmung, dass derselben ein entgegengesetzter Vorgang zugrunde liegt, als der dissimilatorischen Erregung.

Wir haben aber in der Literatur anderweitige Versuchsergebnisse, die direkt für diese Auffassung der Strichninwirkung sprechen. So schreibt Sherrington in seinem Essay: »Eine Dosis Strychnin, die nicht so stark zu sein braucht um Krämpfe herbeizuführen, verwandelt die zum Nervus saphenus gehörende Reflexhemmung in Reflexerregung: eine etwas grössere Dosis verwandelt ähnlich die zum Kniebeugenerv gehörende Reflexhemmung in Reflexerregung. So wird der hemmende Einfluss des afferenten Bogens auf die letzte gemeinsame Strecke in einen erregenden verwandelt. Die Leichtigkeit der Umwandlung ist verschieden bei den verschiedenen Synapsen. Tetanustoxin verwandelt ebenfalls Reflexhemmung in Reflexerregung. Reziproke Innervation wird daher durch diese Mittel zerstört.«

Und so, fügen wir hinzu, erklären sich einfach und ungezwungen die reflektorischen Strychnintetani; jeder periphere Reiz der Muskeln, der normalerweise Hemmungen hervorruft, bedingt eine Erregung, eine Entladung der sensiblen Mechanismen, die sofort eine entsprechende Entladung der motorischen Elemente zur Folge hat, usw. Die motorische Elemente brauchen sich dabei nicht in erhöhter dissimilatorischer Erregbarkeit zu befinden, denn sie sind immer im stande, die zu ihnen gelangenden Erregungen der sensiblen Mechanismen als Erregungen fortzuleiten.

Gegen diese Deutung der reflektorischen Strychnintetani wurden von Burdon-Sanderson und Buchanan (92, 93) einige Versuchsergebnisse geltend gemacht. In der betreffenden deutschen Mitteilung äussern sich diese Forscher folgendermafsen: »Wir beabsichtigen nämlich, vorläufig nur einige Versuche mitzuteilen, in deren Durchführung wir begriffen sind, die aber dazu geeignet erscheinen, darzutun, dass die von Baglioni aufgestellte Annahme auf Widersprüche stösst.« Die von ihnen angeführten Versuche sind nun folgende:

»Der erste der ausgeführten Versuche bestand darin, dass ein vollkommen kuraresierter Frosch, an dem der Gastrocnemius einer Seite durch eine Ligatur vor der Vergiftung geschützt war, die das ganze Bein mit Ausnahme des Ischiadicus umschnürte, schwach strychninisiert wurde. Reizten wir nun die Haut des Beines durch einen einzigen Induktionsschlag, so antwortete der nicht kuraresierte Muskel in derselben Weise, wie der Muskel eines gewöhnlichen, also nicht kuraresierten, aber mit Strychnin vergifteten Frosches, d. h. es trat ein deutlicher Spasmus in demselben auf, der etwa durch einige Sekunden andauerte . . . . . Weist nun dieser Versuch mit grosser Deutlichkeit darauf hin, dass die längere Dauer des centralen Erregungszustandes, der hier ebenso wie an jedem strychninisierten Frosche in Erscheinung trat, nicht durch eine sekundäre, an der Peripherie ausgelöste Erregung bedingt sei, so könnte doch immerhin noch der Einwand erhoben werden, dass die mechanische Erschütterung an der Sehne des geschützten Muskels ausgereicht habe, das Rückenmark in länger dauernde Erregung zu versetzen, wie dies der Annahme von Baglioni entsprechen würde. Um dem zu begegnen, stellten wir den Grundversuch II an, bei dem die Frösche ganz demselben Verfahren unterworfen werden wie in der ersten Reihe, nur mit dem Unterschiede, dass wir bei diesen Tags vorher die sensiblen Wurzeln derselben Seite, auf welcher der Gastrocnemius vor der Vergiftung mit Kurare geschützt werden sollte, durchschnitten.

»In den Versuchen, die wir ausführten, fand sich ein länger dauernder Spasmus im Gastrocnemius, der zuweilen bis zu 5 Sekunden anhielt, wenn der anderen Seite, auf der die Wurzeln intakt geblieben waren, ein Öffnungsschlag zugeführt wurde . . .«

Allein sie vergassen auch in ihrem zweiten »Grundversuch« eine reiche Quelle von peripheren Reizen auszuschalten, diejenige nämlich, welche von den höheren Sinnesorganen des Tieres dargestellt war. Denn in ihren Versuchen trennten sie die Med. oblongata nicht durch, was, wie aus meinen Untersuchungen deutlich hervorging, natürlich eine notwendige Bedingung ist für das Gelingen des Versuches. In der Tat konnte ich (110) bei Wiederholung dieser Versuche beobachten, dass man durch einzelne Induktionsschläge langdauernde Tetani erzielen kann, wenn die Med. oblongata nicht durchschnitten wurde. Wurde hingegen die von den höheren Centren herabsteigenden peripheren Reize ausgeschaltet, so kann man durch einzelne Reizung nur kurzdauernde Tetani erhalten, die länger werden, wenn tetanisierende Reize angewendet, also ganz in Übereinstimmung mit meinen ersten Resultaten.

In der Annahme, dass beide englischen Forscher die angegebene Fehlerquelle in ihren Versuchen nicht vermieden haben, bin ich dadurch bestärkt, dass sie in ihren Mitteilungen gar nichts darüber sagen, und dass sie auf meine Bemerkung bisher gar nichts geantwortet und überhaupt keine ausführliche Berichte ihrer Versuche — trotz ihres Versprechens — veröffentlicht haben.

Ich kann also wohl mit Recht schliessen, dass die spezifische Wirkung des Strychnins auf die (afferenten) Koordinationscentren des Rückenmarks oder im allgemeinen des Centralnervensystems darin besteht, dass es die dissimilatorische Erregbarkeit derselben ungeheuer erhöht, sodass jeder auch ganz schwacher periphere Reiz (selbst die durch das proprioreze ptive Feld vermittelt) ausnahmlos eine starke dissimilatorische Erregung in denselben herbeiführt. So entsteht der langdauernde Strychnintetanus aller Körpermuskeln lediglich auf reflektorischem Wege.

Es ist wahrscheinlich, dass alle Gifte und pathologische Zustände des Centralnervensystems, die schliesslich tetanische Krämpfe hervorrufen, einen demjenigen des Strychnins ähnlichen Mechanismus besitzen. Ich brauche hier nur darauf hinzuweisen, dass bei allen solchen Fällen die Hemmungswirkungen zunächst aufgehoben oder tiefgehend gestört werden [1]).

Durch diese Auffassung der Strychninwirkung auf das Centralnervensystem ist auch das merkwürdige Verhalten der Strychninfrösche gegen chemische Reize erklärlich. Davon werden wir aber zweckmässig sprechen, nachdem wir die Phenolwirkung besprochen haben.

[1]) Neuerdings glaubte v. Trzecieski (141) auf Grund weniger eigenen Beobachtungen — die aber viele Deutungen zulassen — besonders aber auf Grund einer „atonischen Reaktion“ bei Tieren, denen die Hinterwurzeln durchschnitten sind, zu dem Schluss gelangen zu dürfen, dass den hinteren Wurzeln eine centrifugale Funktion, und nicht eine centripetale Funktion (wie alle modernen Forscher nunmehr auf Grund

b) Wirkung des Phenols und das Zustandekommen klonischer Zuckungen.

Durch ähnliche Experimente, wie ich sie zur Feststellung der Strychninwirkung ausgeführt habe, konnte ich nachweisen, dass die Phenolwirkung auf die motorischen Mechanismen des Centralnervensystems ebenfalls die dissimilatorische Erregbarkeit derselben erhöht, ohne aber von selbst die klonischen Krämpfe hervorzurufen. Hierzu müssen ebenfalls noch periphere Reize hinzutreten.

Werden nämlich bei einem mit Phenol vergifteten Frosche alle afferenten Bahnen unterbrochen (Abtrennung der Med. oblongata und Durchschneidung der Hinterwurzeln) oder jeder periphere Reiz ausgeschaltet, so verschwindet für immer jede spontane klonische Zuckung, die man dann bloss durch direkte Reizung des Rückenmarkes noch hervorrufen kann.

In dieser Beziehung verhalten sich also Strychnin und Phenol gleich.

In anderen Beziehungen verhalten sie sich aber anders. Diese Unterschiede wollen wir hier kurz erwähnen.

Zunächst müssen wir die Tatsache vorausschicken, dass, wenn einem Tiere beide Gifte zu gleicher Zeit oder nach einander injiziert werden, ausnahmslos die Strychninwirkung die Oberhand gewinnt, indem man immer schliesslich, bei genügender Strychnindosis, Strychnintetani erhält, während die klonischen Krämpfe verschwinden. Diese experimentelle Tatsache ist wohl durch unsere Auffassung über den verschiedenen Angriffsort im Rückenmark beider Gifte erklärlich. Das Strychnin wirkt nämlich auf die Koordinationsmechanismen, von denen aber die motorischen Mechanismen naturgemäss immer erregt und beherrscht werden.

---

eindeutiger und übereinstimmender Versuchsergebnisse für sicher halten) zukommt. Diese centrifugale Funktion soll eine tonisirende sein: und so werden die Störungen der Reflexbewegungen nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln einfach und nicht reflektorisch erklärt. Auch meine Deutung des Strychnintetanus soll natürlich nach ihm grundfalsch sein. Die verschiedenen Körpermuskeln werden dann auf zweifachem Wege motorisch innerviert. Er sagt z. B. folgendes: „Wenn wir das Vorhandensein der zweifachen Muskelinnervation annehmen und voraussetzen, dass die motorischen Centren lediglich durch Veränderung der Stärke der durch die vorderen Wurzeln gehenden Impulse imstande sind, die Stärke der Muskelkontraktion zu ändern, und durch eine gleiche Veränderung der durch die hinteren Wurzeln gehenden Impulse Schnelligkeit der Muskelkontraktion zu regulieren vermögen, so können wir gerade damit auch die ganze unendliche Mannigfaltigkeit unserer willkürlichen Bewegungen erklären". Ich brauche kaum hinzuzufügen, dass solche Schlüsse reinen Spekulationen entspringen, die den A. zu wilden Hypothesen geführt haben, welche man nicht bloss durch nunmehr anerkannte physiologische Erfahrungen, sondern auch durch die Kenntnisse des anatomischen Baues des Centralorgans ohne weiteres widerlegen kann.

Wenn man andererseits einem mit Phenol vergifteten Tiere eine schwache Dosis von Strychninlösung unter die Haut einspritzt, die von selbst keine Tetani hervorrufen kann, dann werden die klonischen Zuckungen stärker und häufiger als zuvor.

Ein grosser Unterschied zwischen beiden Giftwirkungen ist ferner in ihrem Verhalten gegen äussere periphere Reize nachweisbar. Wir haben gesehen, dass bei einem strychninvergifteten Rückenmarksfrosche eine einzelne Hautreizung (primärer Reiz) genügt, um einen langdauernden reflektorischen Tetanus hervorzurufen, da als sekundäre Reize diejenigen der sich kontrahierenden Muskeln weiter fungieren.

Anders steht es mit einem phenolvergifteten Tiere: denn bei dieser Vergiftung ist eine langdauernde Reizung notwendig (Stechen, Kneifen der Haut etc.), um nach Abtrennung der Medulla oblongata eine Reihe von klonischen Zuckungen hervorzurufen.

In Bezug auf das Verhalten der peripheren Reize und des phenolvergifteten Froschrückenmarks konnte ich (132) ferner folgende Tatsache feststellen.

Befindet sich ein Frosch beim ersten Ausbruch oder in voller Entwickelung der klonischen Krämpfe, infolge der Einspritzung von Phenol, so beobachtet man folgendes. Wird die Haut eines Fusses desselben in langsamem Rhythmus (z. B. einmal in 1—10 Sek.) mechanisch gereizt, indem man mit einem Finger immer dieselbe Hautstelle berührt, so zeigt sich, dass der Frosch auf jede solcher leisen Berührungen hin reflektorisch antwortet, d. h. er zieht rasch die beiden hinteren Beine an; der klonische Charakter des Reflexes ist dabei leicht zu erkennen. Indessen kann die regelmäfsig sich entwickelnde Reihe der so reflektorisch erzielten Bewegungen unendlich lange dauern. Wird aber der Rhythmus der Hautberührungen beschleunigt, dann bemerkt man, dass der Frosch nur auf die ersten Reize mit denselben Bewegungen antwortet, dann aber in vollkommene Ruhe gerät, obwohl die Hautberührungen fortgesetzt werden. Reize in schnellerem Tempo sind nach den ersten Anfangszuckungen vollständig unwirksam, soweit man es vom Ausbleiben der reflektorischen klonischen Zuckungen beurteilen darf.

Wird währenddessen eine andere Hautstelle durch einzelne Reizungen mechanisch gereizt, so treten sofort reflektorische klonische Zuckungen derselben Muskeln auf.

Anstatt der mechanischen Reize kann man sich der elektrischen Reize mit genau demselben Erfolge bedienen; in diesem Falle kann man ganz gut anstatt der Haut den centralen Ischiadicusstumpf auf der einen Seite reizen und die reflektorischen Zuckungen am anderen Schenkel beobachten, unter ev. Aufzeichnung derselben.

Die Erscheinung tritt natürlich deutlicher hervor bei Fröschen, denen die Med. oblongata durchschnitten, d. h. jeder vom Gehirn herabsteigende Impuls ausgeschaltet wird.

Durch diese Methode konnte ich nun feststellen, dass bei frischen, nicht ermüdeten Centren die schnellste Reizfrequenz, bei welcher noch jeder Schlag wirksam ist, zwischen 4 und 12 Schlägen pro Sek. schwankt (d. h. zwischen den einzelnen Reizen muss ein Zeitintervall von 0,25 bis 0,08 Sek. verstreichen); das Optimum entspricht 1—2 Reizen pro Sek. (Zeitintervall 1 bis 0,5 Sek.).

Die natürliche Folge davon ist, dass die Rückenmarkscentren, obwohl sie sich unter Phenolvergiftung (d. h. unter erhöhter dissimilatorischer Erregbarkeit der motorischen Mechanismen) befinden, nicht imstande sind, reflektorische Tetani zu vermitteln. Diese Unfähigkeit der Centren, Tetani reflektorisch zu vermitteln, erklärt wohl von selbst die eigentümlichen klonischen Zuckungen des Phenoltieres.

Wir müssen aber dann die Frage zu lösen versuchen, welchen Rückenmarkselementen eigentlich diese Unfähigkeit, Tetani zu vermitteln, zukommt.

Schon der Umstand, dass man die Centren eines solchen mit Phenol vergifteten Frosches sofort zur Vermittelung von tetanischen Krämpfen veranlassen kann, wenn man das Tier ausserdem noch mit Strychnin vergiftet, würde für die Annahme sprechen, dass wir es hier eigentlich mit einer Eigenschaft der sensiblen (Koordinations)mechanismen des Rückenmarks zu tun haben, durch welche ja die reflektorisch zugeführten Reize zuerst passieren müssen.

Wir können aber auch auf andere Art beweisen, dass die motorischen Nervencentren durch die Phenolwirkung für die Vermittelung eines reflektorischen Tetanus nicht unfähig gemacht werden. Wir können nämlich durch Reizung der Med. oblongata bezw. des obersten Teiles des Rückenmarks (vgl. oben S. 76—77) schnell aufeinander folgende Reize (tetanisierende) direkt (d. h. ohne Vermittelung der sensiblen Elemente) auf die motorischen Elemente der Pars lumbalis einwirken lassen:

Wird nun bei einem mit Phenol vergifteten und in klonische Krämpfe geratenen Frosch das direkt unterhalb der Med. oblongata durchtrennte Rückenmark und zwar an der Fläche des Schnittes mittels tetanisierender Induktionsströme gereizt, so sieht man in der Tat ganz deutlich, wie beim unvergifteten Rückenmarksfrosche, dass sich die Muskeln der hinteren Beine tetanisch kontrahieren und in dieser Kontraktion (welche wegen des Überwiegens der Strecker bekanntlich zur Streckung der Extremitäten führt) verharren, solange die Reizung dauert und keine Ermüdung eingetreten ist.

Dass durch die schnell aufeinander folgenden reflektorischen Reize die motorischen Elemente des Rückenmarkes nicht etwa ermüdet oder erschöpft werden, so dass sie nur auf den langsamen Rhythmus ansprechen

können, geht, ausser aus den eben besprochenen Resultaten direkter Reizung der Centren, auch aus den mitgeteilten experimentellen Tatsachen hervor, dass, wenn man von einer Hautstelle oder von einem Nerven durch schnellere Reizfrequenz keine reflektorische Zuckung des Gastrocnemius mehr erzielen kann, man weitere und immer weitere reflektorische Zuckungen desselben Gastrocnemius prompt und ausnahmslos hervorrufen kann, wenn man — bei Fortdauer der ersteren Reizungsreihe — eine andere Hautstelle oder einen anderen Nerven reizt. Im letzten Falle werden zwar neue sensible Zellen und Bahnen in Anspruch genommen, die motorischen Zellen und Bahnen bleiben aber immer dieselben.

Aus alledem ergibt sich ein neuer experimenteller Beleg zur Erkenntnis der spezifischen Eigenschaften der sensiblen (Koordinations)mechanismen. Demnach würden sie eine Art Refraktärstadium (Erholungszeit) besitzen, das sie verhindert, Erregungen (durch periphere Reize hervorgerufen) von schnellerer Frequenz zu vermitteln. Dieses normale Refraktärstadium der Koordinationsmechanismen muss sicher enge Beziehungen haben zu dem Hemmungsvermögen, das sie, wie wir gesehen haben, normalerweise besitzen und durch welches sie koordinierte Reflexe vermitteln können.

Diese Eigenschaft der sensiblen Rückenmarkselemente trägt wohl zur bekannten, oben besprochenen experimentellen Unmöglichkeit bei, durch tetanisierende Reize der afferenten Nervenbahnen reflektorische Tetani zu erzielen.

Wie leicht verständlich, besitzt diese spezifische Eigenschaft eines verhältnismäfsig langen Refraktärstadiums[1]) der Koordinationsmechanismen eine überaus grosse Bedeutung für den normalen Ablauf der koordinierten Reflexe.

5. Das sog. Refraktärstadium und die Reizsummation der Centralelemente.

An anderen Teilen des Centralnervensystems (sog. motorische Rindensphäre) hatten schon RICHET und BROCA ein ähnliches Refraktärstadium beschrieben. Sie sahen, dass, wenn man bei Reizung der motorischen

[1]) Es sei ausdrücklich bemerkt, dass wir das Wort „Refraktärstadium" bloss in dem Sinne gebrauchen, um die Tatsache auszudrücken, dass die Centralelemente, dank einer intimen Vorrichtung ihres Stoff- und Energiewechsels, auf einen zweiten Reiz nicht mehr mit einer ebenso starken dissimilatorischen Erregung reagieren, wie sie auf den ersten schon reagiert haben, falls der zweite Reiz nach einem zu kurzen Zeitintervall angebracht wird. Der zweite Reiz kann aber unter Umständen nicht völlig unwirksam sein, indem er die eben vorhandenen restituierten oder noch nicht explodierten und daher noch explosionsfähigen (um mich so auszudrücken) Biogenmoleküle zur Explosion bringt. Diese Entladung genügt aber nicht, um eine Erregung in den motorischen Elementen hervorzurufen. Also hier würde man das Wort „Refraktärstadium" mit etwas anderer Bedeutung anwenden, als es zum ersten Mal von MAREY für das Herz gebraucht wurde.

Rindensphäre des Hundes auf die eine Reizung eine zweite folgen lässt, diese zweite unwirksam bleibt, wenn dieselbe der ersten in einem kürzeren Zeitintervall als ungefähr 0,1 Sek. nachfolgt.

Broca und Richet äussern sich in ihrer zweiten Mitteilung diesbezüglich folgendermafsen (20, 21, 22): »Si l'on excite l'encéphale d'un chien (zone motrice) par des courants d'induction égaux, rythmés, et de faible fréquence (un ou deux par seconde), les réponses motrices sont réguliéres et égales entre elles; mais, si l'on rapproche les excitations, on voit les secousses devenir inégales, tantôt grandes et tantôt petites, tantôt normales et tantôt avortées; puis la fréquence s'élevant, par exemple de deux à huit par seconde, après quelque temps d'irrègularité, un rythme nouveau s'établit et il n'y a plus qu'une réponse sur deux excitations. Si la fréquence des excitations augmente encore, les réponses prendrond un rythme correspondant à une secousse pour trois ou mème pour quatre excitations.« Sie fanden ferner, dass die Dauer dieser Refraktärperiode sich durch Erniedrigung der Temperatur verlängert.

In ihrer dritten Mitteilung fanden sie ein ähnliches Verhalten bei einem durch Chloralose vergifteten Hunde, der auf 32° C. abgekühlt, durch rhythmisches Klopfen auf den Tisch mechanisch gereizt wurde. Das vollkommen anästhesierte Tier, welches keine willkürliche Bewegungen mehr ausführt, antwortet auf jeden Reiz mit heftigem Zusammenfahren sämtlicher Körpermuskulatur.

»En effet« schreiben die Verff. »soit un chien refroidi aux environs de 32°. Si les chocs (un coup de marteau donné à la main sur le table) sont espacès de plus de $0^{Sec}.5$, ils provoquent des secousses bien régulières. Si au contraire, les chocs sont plus fréquents, des irrégularités apparaissent . . . .«

Aus ihren Beobachtungen ziehen die Verff. den folgenden allgemeinen Schluss:

»Il est donc à toutes ces manifestations de l'activité nerveuse une propriété commune, c'est l'ondulation nerveuse élémentaire, soumise, comme nous l'avons montrè dans ces trois Notes, aux lois générales de la Dynamique.«

Eigentlich handelt es sich wiederum um keine allgemeine Eigenschaft der Centralelemente, sondern bloss — wie wir gesehen haben — um eine spezifische Eigenschaft der afferenten (Koordinations-)Mechanismen.

Was die motorische Rindenzone anlangt, müssen wir weiter bemerken, dass auch für die hier gelegenen Centren (sehr wahrscheinlich auch Koordinationsmechanismen) die Tatsache gilt, dass ihr Refraktärstadium in engem Zusammenhang mit ihrer dissimilatorischen Erregbarkeit steht, denn wird diese erhöht, so verkürzt sich das Refraktärstadium desselben.

Nur durch diese Annahme können sonst die bekannten epileptischen Anfälle nach starker Rindenreizung erklärt werden.

Diesbezüglich müsste man eigentlich spezielle Untersuchungen anstellen.

H. Zwardemaker (41, 135) hat neuerdings zwei, den hier mitgeteilten Versuchen noch näher stehende Beobachtungen gemacht. In der ersten hat er in Gemeinschaft mit Lans den Lidschlagreflex nach optischen Reizen (Funken) beim Menschen untersucht und gefunden, dass, wenn ein zweiter Reiz dem ersten in einem kürzeren Zeitintervall nachfolgt, als 0,5 bis 1 Sek., derselbe vollkommen unwirksam bleibt. In der zweiten studiert er die reflektorischen Schluckbewegungen (période bucco-pharyngienne) der narkotisierten Katze (registriert die Bewegung des Kehlkopfes nach oben), welche infolge der faradischen Reizung des Nervus laryngeus superior auftreten. Auch hier findet er, dass, wenn eine zweite Reizung der ersten im einem kürzeren Zeitintervall als 0,5 Sek. nachfolgt, nur die erste wirksam ist.

Andere Forscher haben wiederum neuerdings ähnliche Resultate erzielt. So wollen wir noch erwähnen, dass die von Jappelli (154) als wirksam gefundenen Ischiadicusreize, die am Hunde den Atemrhythmus zu verändern vermögen und in ihren Rhythmus verwandeln (vergl. oben S. 43—44), zwischen 20 und 80 Reizen pro Min. schwankten.

Am Centralnervensystem der Insekten (Dytiscus marginalis) hat Pompilian (32) ein ähnliches Refraktärstadium beschrieben. Er sagt: »En excitant par des courants électriques (courants induits donnés par une bobine de Du Bois-Reymond) les ganglions thoraciques du dytisque decapité, nous avons vu que,

a) la réponse à l'excitation par le courant induit de rupture est très petite quand elle a lieu peu de temps (3 ou 4 secondes) après l'excitation par le courant induit de clôture, que, lui, a donné une très belle contraction (der vorderen Beine). Une excitation venant immèdiatement après une contraction spontanée, provoque une contraction très faible. Il semble que, après une contraction, fût-elle spontanée ou provoquée par une excitation, il suit une phase d'inexcitabilité, c'est-à-dire une periode réfractaire. C'est là un fait du meme ordre, que celui vu par Mm. Ch. Richet et A. Broca chez le chien.«

In seiner letzten ausführlichen Mitteilung (158) dieses Jahres gibt auch Sherrington wertvolle Ergebnisse an bezüglich des »Refraktärstadiums« des Kratzreflexes des Rückenmarkshundes. Merkwürdigerweise findet er auch hier mit den obigen Zahlen übereinstimmende Werte hinsichtlich der Dauer dieser Refraktärperiode, er fand in der Tat ein Refraktärstadium von etwa 0,20 bis 0,25 Sekunden. Zur besseren Veranschaulichung dieser Untersuchungen will ich im folgenden wörtlich einige Schlüsse Sherrington's wiedergeben, die keiner weiteren Erläuterungen bedürfen.

»1. In the scratch-reflex a spinal mechanism replies rhythmically, with little variance of rhythm, to stimuli whether constant and continuous or rhythmic. With rhythmic stimuli the frequency of the stimulation is immaterial to that of the reflex so long as the stimulation is able to excite the reflex at all.

»2. There is, therefore, rhythmic recurrence of a refractory phase in the reaction of the scratch-reflex arc. The rate of recurrence is on the average about 4 . 8 times per sec. in the spinal dog . . . .

»4. In the above characters the scratch-reflex closely resembles the svimming-beat of Medusa — and the rhythmic action of the heart. But the scratch-reflex does not present the „all or nothing" phenomenon. On the contrary it presents in high degree the feature — little present in certain spinal reflexes and denied to spinal reflexes in general by various authorities — of graded intensity of contraction in response to graded intensity of stimulus . . . .

»6. The refractory phase has its origin in an intraspinal mechanism between central end of afferent (receptive) neurone and central end of efferent (motor) neurone . . .«

In allen hier angeführten Fällen würde es sich also eigentlich bloss um eine spezifische Eigenschaft der sensiblen (Koordinations-)elemente des Reflexorgans handeln.

Nach den Untersuchungen Verworns (45) würde andererseits dieses Refraktärstadium der Centralelemente in enger Beziehung zur Sauerstoffversorgung stehen.

Das Refraktärstadium der sensiblen Elemente des Rückenmarkes kann aber künstlich verkürzt werden und zwar durch Steigerung ihrer dissimilatorischen Erregbarkeit, grade wie dadurch auch ihr Hemmungsvermögen aufgehoben wird.

Hier kommt zunächst vor allem in Betracht die bekannte Wirkung des Strychnins und der anderen ähnlich wirkenden Substanzen (Koffeïn, Brucin etc.) wie auch die Erwärmung des Centralorgans selbst (Winterstein, 91 bis). Unter diesen Bedingungen sieht man deutlich, dass die Koordinationselemente nicht nur auf langsame, sondern auch auf schnell aufeinander folgende Reize reagieren. So entstehen schliesslich die bekannten reflektorischen Tetani.

Wir haben also hier, in den normalen Koordinationsmechanismen, eine Phase von relativer Unerregbarkeit (eine eigene Art von Refraktärstadium), deren Dauer in direktem Zusammenhang mit dem Grade der dissimilatorischen Erregbarkeit dieser Elemente steht. Sicher wird sie eine enge Beziehung zu den Hemmungswirkungen besitzen, die ebenfalls diesen Elementen eigentümlich sind; wir sind aber vorläufig nicht in der Lage —

wenn wir wenigstens auf dem festen Boden der experimentellen Erfahrungen bleiben wollen — diese innere Verknüpfung näher zu definieren.

Es ist jedenfalls eine Tatsache, dass in diesem Bezug die motorischen Elemente des Rückenmarks sich wesentlich anders verhalten, als die Koordinationsmechanismen. Denn die ersteren sind immer imstande Tetani zu vermitteln, d. h. besitzen, wenn überhaupt, ein kürzeres Refraktärstadium als die sensiblen. Damit wollen wir aber gar nicht behaupten, dass die motorischen Mechanismen, ähnlich wie der periphere motorische Nerv, die zu ihnen gelangenden Erregungen ohne weiteres fortleiten. Es wird ja bekanntlich angenommen, dass die den Centren künstlich zugeführten, rasch aufeinander folgenden Reizungen verschiedener Frequenz ausnahmslos alle im Eigenrhythmus dieser Centren den Muskeln übermittelt werden. Als Beweis hierfür werden die bekannten älteren Untersuchungen von Kronecker und Stanley Hall (5) angeführt. Sie durchtrennten einem Kaninchen die Med. oblongata oberhalb des Atmungscentrums, und sodann wurden unterhalb desselben Nadelelektroden beiderseits dicht neben dem Rückenmarke eingestochen. Die Reizfrequenz betrug 42 Öffnungsschläge; als Erfolgsorgan wurde der M. biceps femoris ausgewählt, der mittels einer einfachen Schreibvorrichtung seine Schwingungen auf der berussten Trommel aufzeichnete. Sie sahen, dass er bloss 20 Schwingungen pro Sekunde zeigte. Wurde hingegen der motorische Nerv gereizt, so sahen sie, dass diesmal die Muskelschwingungen der Reizzahl entsprachen (43 pro Sek). Sie schlossen daraus, dass die Rückenmarkscentren (hier kämen aber eigentlich nach dem hier Gesagten nur die motorischen Elemente in Betracht) die Fähigkeit besitzen, die zu ihnen gelangenden Erregungen in ihren Eigenrhythmus zu verwandeln. Andererseits wird eben angenommen, dass an den Säugetieren jede willkürliche Bewegung einen Tetanus von 18—20 Impulsen pro Sekunde darstellt.

Wegen der grossen Wichtigkeit der Sache müsste man eigentlich — mit besseren Methoden — die Angaben von Kronecker und Stanley Hall nachprüfen. Würde dies der Wahrheit entsprechen, dann müsste man annehmen, dass die motorischen Elemente ein Refraktärstadium von etwa 0,05 Sekunden besitzen.

Bezüglich einer theoretischen befriedigenden Erklärung der Rhythmik und des Refraktärstadiums im Gebiete des Centralnervensystems verweisen wir auf die Biogenhypothese von Verworn (Seite 105—111).

Die bisher besprochene Erscheinung des langen »Refraktärstadiums« der Koordinationsmechanismen besteht bloss — wir müssen es ausdrücklich betonen — im Falle von wirksamen Reizen, seien sie auf die peripheren Nervenendigungen, oder seien sie künstlich auf die sensiblen Bahnen direkt oder auf die Centren selbst angebracht; sie müssen wirksam sein,

d. h. sie müssen eine tiefgehende dissimilatorische Erregung herbeiführen, die schliesslich als Bewegung zum Ausdruck kommt. Ferner besteht, aller Wahrscheinlichkeit nach, diese Erscheinung der Refraktärperiode bloss in denjenigen sensiblen Elementen, die die von der Peripherie zu ihnen gelangende Erregung weiter als dissimilatorische Erregung und nicht als Hemmung übermitteln.

Betrachten wir aber den Fall von rhythmisch aufeinanderfolgenden unwirksamen Reizen, so ergibt sich hier beim normalen Centralnervensystem — und eigentlich bei dessen Koordinationsmechanismen — mehr als bei anderen erregbaren Gebilden die bekannte und viel beschriebene Erscheinung der Summation.

Andererseits ist wohl der Umstand zu betonen, dass das Refraktärstadium bloss im Falle von äusseren Reizen besteht, die eine tiefgehend dissimilatorische Entladung herbeiführen. Ist dies nicht der Fall, d. h. wird in diesen Centralelementen durch periphere Reize (hauptsächlich des proprio-receptiven Feldes) ein mittelmäfsiger Stoffwechsel mit schwachen dissimilatorischen Erregungen (eine Art allonomen Gleichgewichtes von Hering) unterhalten, so entsteht dadurch eine kontinuierliche Reihe von Erregungen, die den motorischen Elementen vermittelt werden. Hierher gehört die bekannte Erscheinung des reflektorischen Tonus der Körpermuskulatur. Diesbezüglich müssen wir ferner bemerken, dass aus neueren Untersuchungen die Tatsache sich ergibt, dass nach Ablauf einer Reflexbewegung (durch adäquate Reize hervorgerufen und daher nach Ablauf einer koordinierten Reflexbewegung) nicht sofort die betr. Erregungen am Centralnervensystem verschwinden, sondern sie bleiben eine Zeitlang, obwohl im geringeren Umfang, wie eine Nachwirkung, bestehen. Die vom Körper angenommene Lage wird nicht sofort nach Aufhören der Reflexbewegung (falls nicht eine andere antagonistische Reflexbewegung hinzutritt) wieder korrigiert; sie zeigt die Tendenz, noch eine Zeitlang sich unverändert zu erhalten. Dies besagt, dass wahrscheinlich der Tonus der betreffenden Muskeln erhöht bleibt. (Vergl. oben meine Beobachtung S. 14 f. sowie S. 34 f.) Zu einem ähnlichen Schluss gelangt auch Sergi in seinen Untersuchungen über die Bewegungen und das Centralnervensystem von Testudo graeca.

Ehe wir diesen wichtigen Abschnitt verlassen, wollen wir noch etwas weiteres betreffs der Summation hinzufügen. Auch die Erscheinung der Summation scheint mit dem Grad der dissimilatorischen Erregbarkeit der sensiblen Elemente in enger Beziehung zu stehen. Wird sie nämlich durch Strychninvergiftung ungeheuer erhöht, dann wird jeder schwache Reiz — der normalerweise unwirksam ist — wirksam. Die Reizschwelle sinkt sehr tief; doch wird der Schwellenreiz nicht gleich Null, denn man kann — besonders wenn man die leicht und genau

abstufbaren Induktionsströme eines Schlitteninduktoriums dazu anwendet, beim Strychninfrosch Reize herausfinden, die unwirksam sind, hauptsächlich wenn die ersten langdauernden Tetanusanfälle vorüber sind und die Reflexerregbarkeit etwas nachgelassen hat. Wird nun am Strychninfrosch die Erscheinung der Summation durch unwirksame Reize studiert, so findet man, dass diese Erscheinung kaum mehr vorhanden ist. So fand ich (49), dass, während beim normalen Rückenmarksfrosch die Summation der Reizung noch innerhalb einer Grenze von 60 mm Rollenabstand eines gewöhnlichen, von einem Chromsäureelement gespeisten Schlitteninduktoriums zu stande kommt, beim Strychninrückenmarksfrosch sie nur noch innerhalb 20 mm möglich ist. Es scheint, als ob bei der überaus grossen dissimilatorischen Erregbarkeit der sensiblen Rückenmarkselemente jeder, auch schwache Reiz eine Entladung bedinge; da diese Entladung mit der Reizstärke in direktem Verhältnis steht was bekanntlich nur für die minimalen und subminimalen Reize gilt), so kann es vorkommen, dass diese schwachen Erregungen der Koordinationselemente so schwach sind, dass sie keine entsprechenden Erregungen in den motorischen Elementen herbeiführen, was natürlich zur Folge hat, dass sie nicht als Muskelkontraktionen zum äusseren Ausdruck kommen.

So suchte ich die bekannte, von mir wieder bestätigte, Erfahrung der relativen Unwirksamkeit der chemischen Reize beim Strychninfrosch zu erklären.

Hierbezüglich wollen wir vorausschicken, dass, wie es schon aus dem Obigen hervorgeht, beim Phenolfrosch hingegen die Erscheinung der Summation recht deutlich zum Ausdruck kommt. Ebenfalls sind hier die chemischen Reize auch sehr wirksam. Wird z. B. bei einem mit Phenol vergifteten Frosch eine Hautstelle mit verdünnter Essigsäure benetzt, so werden die klonischen Zuckungen sofort stärker und schneller, und man erkennt dabei die koordinierte Muskelinnervation, die zum Abwischen der betreffenden Hautstellen führen würden, wenn nicht die vollständige Ausführung dieser Bewegungen von den klonischen Zuckungen gehindert würde.

Anders verhält es sich bei der Strychninvergiftung,

Wie in Übereinstimmung mit einer Anzahl älterer Arbeiten zuletzt SCHLICK (9) festgestellt hat, bleiben hier merkwürdigerweise chemische Reizungen erfolglos; es kommen bei Benetzung der Haut mit verdünnten Säuren oder Alkalien, die beim normalen Tiere heftige Abwehrbewegungen hervorrufen, keine Tetani zu stande. »Während mechanische, thermische und elektrische Reizung des Strychninfrosches nach der Vergiftung eine bedeutende Steigerung der Reflextätigkeit erkennen lassen, ist bei chemischer Reizung eine solche nicht wahrnehmbar. Ein vor der Vergiftung sehr wirksamer chemischer Reiz kann nachher nahezu oder sogar gänzlich

wirkungslos bleiben. Unter allen Umständen aber erscheint dann die Reflexzeit sehr verlängert.«

Diese eigentümlichen Beobachtungen wurden von mir (49) weiter verfolgt, und die betreffende Versuche ergaben die folgenden Resultate. Es wurden dazu Essigsäurelösungen verschiedener Konzentrationen angewendet, deren Wirkung vorher am normalen Tiere geprüft worden war. Die Reizung geschah durch einen ganz dünn gedrehten Wattebausch, der mit der betreffenden Flüssigkeit getränkt war. Dieser wurde vorsichtig an die betreffende Hautstelle gebracht, derart, dass nicht die Watte selbst, sondern nur der herabhängende Tropfen in unmittelbaren Kontakt mit der Haut kam. Als Kontrolle, um die mechanische Reizung auszuschliessen, wurde ein gleicher Wattebausch in derselben Weise, aber mit Wasser getränkt, vorher an die Hautstelle gebracht; dies rief keinen Tetanus hervor. Die Versuche wurden an Strychninfröschen angestellt, die entweder völlig intakt gelassen waren, oder bei denen die Med. oblongata abgetrennt worden war.

Der Erfolg steht vor Allem in engem Zusammenhange mit dem Stadium der Vergiftung, was auch aus den Schlickschen Versuchen hervorgeht. Handelt es sich um ein frühes Stadium, wo die Reflexerregbarkeit zwar stark erhöht ist, aber auf Reizung hin noch keine Tetani eintreten, dann sind auch die chemischen Reizungen vollständig wirksam. Je mehr sich aber die Erregbarkeit steigert, desto unwirksamer werden sie, bis sie zu einer Zeit, in der auf jede kleine mechanische oder elektrische Reizung starke und lange Tetani folgen, entweder völlig wirkungslos sind, oder erst nach langer Zeit eine Wirkung hervorrufen.

Dieses eigentümliche Verhalten wird durch folgende Annahme, wie mir scheint, einfach und befriedigend erklärt. Man muss zunächst die Eigenschaft einer solchen chemischen Reizung in Betracht ziehen, dass sie nie so plötzlich und momentan auftritt, wie eine mechanische oder elektrische. Der betreffende Reizstoff mischt sich zuerst mit der den Körper des Frosches immer umgebenden Wasserschicht; dann dringt er allmählich durch Diffussion durch die Epithelzellen der Haut (soweit sie für den Stoff permeabel sind) und wirkt also auch nur ganz allmählich auf die sensiblen Nervendigungen ein, zuerst auf ganz wenige Elemente und dann mit zunehmender Ausbreitung auf eine immer grössere Anzahl, so dass eine Reihenfolge ganz schwacher (unwirksamer) Reizungen entsteht, die beim normalen Tier in den Koordinationsmechanismen sich erst summieren müssen, um die zu einer starken Entladung erforderliche Stärke zu erreichen und so die bekannten Abwischbewegungen zu veranlassen. Wir haben aber gesehen, dass der Strychninfrosch die Eigenschaft der Reizsummation fast völlig eingebüsst hat; so können die chemischen Reize wirkungslos bleiben.

Nun ensteht aber die weitere Frage, aus welchem Grunde eigentlich die strychninvergifteten Koordinationsmechanismen des Rückenmarks die Fähigkeit der Reizsummation zum grossen Teil verloren haben? Auch diese Frage kann man, so glaube ich, befriedigend erklären. Da diese Elemente sich in einem Zustand von überaus erhöhter dissimilatorischer Erregbarkeit befinden, so können sich diese schwachen Reize deshalb nicht summieren, weil schon jede einzelne eine Entladung in den Elementen hervorruft, eine Entladung aber, die zu klein ist, um sich fortpflanzen und auf die motorischen Elemente wirken zu können, da letztere sich nicht in erhöhter Erregbarkeit befinden. Ist diese Erklärung zutreffend, dann müssten die chemischen Reize wirksam sein bei einem Frosch, der mit Strychnin und Phenol zugleich vergiftet wird, bei dem also sowohl die sensiblen wie die motorischen Elemente des Reflexorgans sich in dem Zustande der stärksten Erhöhung dissimilatorischer Erregbarkeit befinden.

Nun ist dies wirklich der Fall. Wenn man in der Tat bei einem solchen mit Carbolsäure und Strychnin vergifteten Frosch die Wirkung chemischer Reize in der oben besprochenen Weise experimentell prüft, so stellt sich die merkwürdige Erscheinung heraus, dass diese jetzt immer von Erfolg begleitet und unter allen Umständen wirksam sind. Sie rufen ausnahmlos sofort starke Tetani hervor und es ist gar kein Unterschied mehr bemerkbar zwischen den mechanischen und chemischen Reizwirkungen. Dies repräsentiert wohl den besten experimentellen Beweis für die Richtigkeit der oben geäusserten Annahmen.

6. Wirkung anderer Phenolderivate und Beziehungen zwischen physiologischer Wirkung und chemischer Konstitution.

Durch andere Untersuchungen (111) versuchte ich ferner die Beziehungen zwischen der physiologischen Wirkung der Gifte des Centralnervensystems und der chemischen Konstitution derselben experimentell zu beleuchten. Als fruchtbaren Gegenstand in dieser Hinsicht erschien mir das Phenol: zunächst weil mir seine physiologische spezifische Wirkung auf die motorischen Elemente des Rückenmarks durch die vorangehenden Untersuchungen hinlänglich genau bekannt war, und zweitens weil es zu einer chemischen Reihe gehört, nämlich der aromatischen Verbindungen, der Benzolderivate, die eine der bekanntesten und am gründlichsten erforschten im Gebiete der Chemie ist. Ich beabsichtige im folgenden die damals gewonnenen Versuchsergebnisse nicht ausführlich wiederzugeben; nur möchte ich davon einige Besonderheiten herausgreifen, die mir am wichtigsten erscheinen.

Die Hauptfrage, welche zunächst in dieser Hinsicht auftauchte, war: Welche Bedingungen der chemischen Konstitution sind es bei dem Phenol, die die klonischen Zuckungen hervorrufen — d. h. die dissimilatorische Erregbarkeit der motorischen Rückenmarkselemente erhöhen — und wie verhält sich diese Eigenschaft bei anderen dem Phenol verwandten Benzolderivaten?

Hinsichtlich dieser zweiten Frage war es logischerweise von vornherein zu erwarten, dass, wenn dem Phenol wirklich die spezifische Fähigkeit zukommt, auf die motorischen Centralelemente zu wirken, und so die ihm eigentümlichen klonischen Zuckungen hervorzurufen, ähnlicherweise, wenn überhaupt andere ihm chemisch nahe verwandte Produkte auf das Centralnervensystem wirksam wären, sie auch klonische Zuckungen und nicht z. B. tetanische Anfälle herbeiführen sollten.

Nun haben in der Tat die hier experimentell sichergestellten Tatsachen völlig dieser Deduktion entsprochen. Viele dem Phenol nahe verwandte Stoffe wirken auf das Centralnervensystem in einer ganz gleichen Weise, wie Phenol selbst. Wie leicht verständlich stellt dieses Verhalten wiederum einen neuen Beweis für die Richtigkeit der Auffassung dar, dass Phenol auf ganz andere Centralelemente seine Wirkung entfaltet als Strychnin etc. Die klonischen und die tetanischen Krämpfe sind eben zwei wesentlich verschiedene Krampfformen, nicht nur ihrem äusserlichen Aussehen nach, sondern auch ihrem ganz verschiedenen Angriffspunkte im Rückenmark und ihrem Auslösungsmechanismus nach.

Für die diesbezüglichen Untersuchungen über die Wirkung der verschiedenen Phenolderivate auf das Centralnervensystem des Frosches bediente ich mich eines besonderen Durchspülungsapparates (siehe die c. Abh.), welcher mir gestattete, die verschiedenen Stoffe in unmittelbaren Kontakt mit den Centren (auf den Wege der Blutgefässe) zu bringen. Ausserdem wurden sie unter die Haut injiziert sowohl bei Fröschen wie bei Warmblütern.

Hier will ich nun die von mir erzielten Resultate kurz zusammenfassen.

1. Die Fähigkeit des Phenols, klonische Zuckungen hervorzurufen, indem es, wie oft gesagt, die Erregbarkeit der motorischen Mechanismen des Rückenmarks stark erhöht, erstreckt sich in voller Übereinstimmung auf seine Salze (Phenolnatrium), auf seine Homologe (α- und β-Kresole), auf die zweiwertigen und dreiwertigen Phenole (Brenzkatechin, Resorzin, Hydrochinon, Pyrogallol, Phloroglucin) und auf die Naphtole. Diese chemischen Stoffe bilden die erste Gruppe der klonisch erregenden Gifte.

Sie haben alle in ihrer chemischen Konstitution gemeinsam: einen Benzolkern (resp. 2 kondensierte Benzolkerne), an welchem ein oder mehrere (bis 3) Hydroxyle (OH) oder ein O-Metall gebunden sind. Mit der Zunahme des Sauerstoffes (der Hydroxyle) tritt ihre Wirksamkeit etwas zurück; Phloroglucin und Pyrogallol wirken nur bei stärkerer Dosis.

2. Die Fähigkeit, klonische Zuckungen hervorzurufen, kommt auch anderen Stoffen zu, welche dem Phenol und überhaupt den Stoffen der ersten Gruppe nahe verwandt sind. Diese Fähigkeit aber tritt nicht in gleicher Weise auf, wie bei den chemischen Stoffen der ersten Gruppe. Hier ist die erste Erscheinung der Wirkung nicht Erhöhung der Erregbarkeit, sondern tiefe, manchmal vollständige Lähmung, welche länger oder kürzer anhält; je mehr sie nachträglich verschwindet, desto besser und deutlicher treten dann die klonischen Zuckungen als zweites Stadium des Vergiftungsbildes auf. Zunächst sind nur blitzartige Zuckungen mit langen Ruhepausen vorhanden (die Lähmung hält noch an, die klonischen Zuckungen beginnen); dann werden die klonischen Zuckungen immer reiner und deutlicher, indem die Lähmung vollständig vorübergeht. Zu dieser zweiten merkwürdigen Gruppe gehören Benzol, Toluol, Xylol, Anilin, Anisol, Phenetol, Guajakol und Veratrol.

Diese Stoffe unterscheiden sich wiederum untereinander durch die Dauer und Stärke der Lähmung, durch die Stärke der von ihnen hervorgerufenen klonischen Zuckungen, wie auch schliesslich durch ihre chemische Konstitution. In einer ersten Untergruppe dieser zweiten Gruppe können Benzol, Toluol, Xylol und Anilin eingereiht werden. Sie haben gemeinsam, dass die Lähmung nicht vollständig ist, dass sie in ihrem Benzolkerne kein Hydroxyl besitzen und untereinander viele andere ähnliche chemische Eigenschaften zeigen. Da es nachgewiesen ist, dass das Benzol im Organismus zu Phenol oxydiert wird, liegt der Gedanke nahe, dass diese Gruppe nur dann, wenn ein Wasserstoffatom ihres Benzolringes (bezw. NH_2) zu Hydroxyl oxydiert wird, klonische Zuckungen hervorrufen kann. Da andererseits Reduktionsmittel (Phenylhydrazin) Lähmung hervorrufen können, so ist es wahrscheinlich, dass die Lähmung, die von dieser Gruppe zunächst hervorgerufen wird, von der Entziehung des Sauerstoffes abhängt, welcher nötig ist, um sie zu Phenol zu oxydieren.

Die zweite Untergruppe dieser Stoffe wird von Anisol, Phenetol, Guajakol und Veratrol gebildet. Ihre gemeinsamen Eigenschaften sind zuerst, dass die von ihnen erzeugte Lähmung fast immer vollständig und anhaltend ist, dass sie, ihrer chemischen Konstitution nach, alle Ester des Phenols oder des Brenzkatechins sind, dass sie also aus einem Phenol-(bezw. Brenzkatechin-)Rest und aus einem Methylalkohol-(oder Äthylalkohol)-Rest bestehen. Hier ist die lähmende Wirkung vielleicht deutlicher, weil

Alkohol ein wirksames Narkotikum darstellt, und tatsächlich nimmt die Lähmung deutlich zu mit dem Hinzutritt von mehreren Alkoholgruppen (z. B. Veratrol lähmt in einem höheren Mafse als Guajakol).

Die lähmende Wirkung würde also im Zusammenhang mit der Gegenwart der Alkoholgruppe im Molekül dieser Substanzen stehen. Die klonischen Zuckungen würden vom Phenolrest bewirkt, von dem im Centralnervensystem der alkoholische Rest (unter Wasseraufnahme?) abgespalten würde, sodass zuerst die lähmende Wirkung des Alkohols und dann die klonisch erregende Wirkung des Phenols auftritt. Aus dem eigentümlichen Verhalten dieser Verbindungen ist der weitere Schluss zu ziehen — der auch durch anderweitige Untersuchungen feststcht —, dass das Narkotikum ziemlich rasch von den Centren sich entfernt (die Narkosewirkung ist bekanntlich in hohem Mafse vom Partiardruck des Narkosemittels abhängig), während die erregende Phenolgruppe noch lange wirkt, indem sie an den Zellen haftet und weiter ihre spezifische Wirkung entfaltet; tatsächlich folgt dem verhältnismäfsig kurzen Vorstadium der Lähmung das länger anhaltende Stadium klonischer Zuckungen.

Das eigentümliche Verhalten dieser zweiten Reihe von Benzolderivaten ist in manchen Hinsichten wichtig, vor allem aber, weil sie ein Beispiel liefern von der Tatsache, wie sehr kompliziert die Wirkung eines Giftes sein kann im Zusammenhang mit den verschiedenen Atomgruppierungen, die zur chemischen Zusammensetzung seines Moleküls beitragen. In diesem Hinblick könnte man eigentlich hier einen Ausgangspunkt finden für die Erklärung von manchen anderen Narkotika [z. B. Chloralose, die eine chemische Verbindung von Chloral und Glykose darstellt; besonders nach den Angaben von Richet erstreckt sich ihre narkotische Wirkung bloss auf einige Teile des Centralnervensystems — Gehirn —, während sie auf andere — Rückenmark — erregend wirkt; in dieser Hinsicht wäre auch die Morphiumwirkung zu erwähnen [1])], die ebenfalls Lähmungs- und Erregungserscheinungen verschiedener Centralteile miteinander vermischt zeigen.

3. Die übrigen von mir untersuchten Benzolderivate zeigten keine klonisch erregende Wirkung mehr; ein Teil derselben bedingt bloss Lähmungserscheinungen, während ein anderer Teil sich auf das Centralnervensystem völlig wirkungslos erwies.

Von den ersten will ich hier die Reihe von Benzylalkohol, Benzaldehyd, Acetophenon und Benzoësäure besonders erwähnen. Diese chemischen Verbindungen sind sehr interessant in ihrer physiologischen Narkosewirkung auf das Centralnervensystem. Sie stellen chemisch

[1]) Durch genaues Studium über die Wirkung dieser verschiedenen Stoffe könnte man wiederum Differenzierungen von verschiedenen Centren des Centralnervensystems sicher feststellen.

verschiedene Oxydationsstufen derselben Grundverbindung dar, welche aus einem Benzolkern besteht, an dem eine alkylische Seitenkette direkt durch C—C-Bindung anhängt. Diese Seitenkette ist nicht leicht abspaltbar von dem Benzolkern, aber sie wird leicht bis CO_2H oxydiert; je mehr Sauerstoff nun in die Seitenkette eingetreten ist, desto weniger tritt die lähmende Wirkung der betreffenden Verbindung hervor. Benzylalkohol ist in der Tat ein starkes Lähmungsmittel, weniger Benzaldehyd, noch weniger Benzoësäure. Diese Tatsache bestärkt immer mehr die Annahme, dass diese narkotische Wirkung wesentlich auf Sauerstoffentziehung aus den Biogenmolekülen der Nervencentren beruht.

Nebenbei sei es erwähnt, dass ich mit ähnlichen Ergebnissen die Wirkung verschiedener Benzolderivate am Centralnervensystem von Eledone moschata (144) untersucht habe.

Hier wäre nun die Besprechung der Wirkung anderer Centralnervensystemsgifte anzuschliessen, besonders in Bezug auf die neueren Untersuchungen über die Wirkung der Narkotika im allgemeinen. Da aber nun die Tendenz besteht, deren Wirkung durch besondere Veränderungen der inneren Atmung der Centren zu erklären, so wird von diesen Untersuchungen kurz die Rede sein, nachdem wir die neuesten Untersuchungen über den Stoff- und Kraftwechsel des Centralnervensystems in Betracht gezogen haben.

7. Die polare Wirkung des konstanten Stromes auf das Centralnervensystem.

Schliesslich will ich noch die Untersuchungen erwähnen, die ich in Gemeinschaft mit CURCIO über die polare Wirkung des konstanten Stromes auf das Centralnervensystem (isoliertes Froschrückenmark) angestellt habe. Dabei fanden wir Resultate, die denjenigen am Nerven und Muskel festgestellten und andererseits den durch die Giftwirkung am Centralnervensystem gemachten Erfahrungen völlig entsprechen. Wir fassten unsere Ergebnisse folgenderweise zusammen:

1. Die polare Wirkung des konstanten Stromes auf das isolierte Froschrückenmark äussert sich in einer ähnlichen Weise wie bekanntlich am peripheren Nerven; man kann nämlich eine Zuckung (in den Muskeln, die vom untersuchten Rückenmarksabschnitt [Pars lumbalis] motorisch innerviert werden) sowohl bei der Öffnung wie bei der Schliessung des Stromes mittelmäfsiger Intensität erhalten, sowohl bei auf- wie bei absteigender Richtung.

2. Diese einzelnen Öffnungs- oder Schliessungszuckungen können aber von den vorderen motorischen Wurzeln vermittelt werden, denn sie verschwinden nicht, wenn die Centren vernichtet werden, ja sogar nehmen sie in diesem Fall in ihrer Intensität zu.

3. Während der elektrischen Durchströmung sind aber am Centralnervensystem elektrotonische Erscheinungen bemerkbar, die sicher den Centren und nicht den vorderen Wurzeln gehören, denn sie verschwinden völlig, wenn man das Rückenmark zerstört unter Schonung der Wurzeln.

Diese elektrotonischen Erscheinungen bestehen in einer Erhöhung der Reflexerregbarkeit, die von der Katode bedingt wird (Katelektrotonus) und in einer Herabsetzung derselben, die von der Anode herbeigeführt wird (Anelektrotonus).

4. Die von der Katode bedingte Erhöhung der Reflexerregbarkeit kann so gross sein (bei genügendem starkem Strom), dass während der ganzen Dauer der Durchströmung fibrilläre Zuckungen und sogar wahre Tetani spontan auftreten.

5. Diese spontanen fibrillären Zuckungen oder Tetani sind reflektorischer Natur, denn sie verschwinden, wenn man die Hinterwurzeln durchschneidet, unter Schonung der übrigen Bestandteile des Centralorgans.

Wir finden also auch hier denselben Vorgang, wie bei Strychninvergiftung; die Katode erhöht die dissimilatorische Erregbarkeit der Centralelemente (darunter auch natürlich die der sensiblen [afferenten] Centralmechanismen), und als notwendige Folge davon treten spontan reflektorische Tetani in den betreffenden Körpermuskeln auf.

8. Stoff- und Energiewechsel im Centralnervensystem. Wirkung der Narkotika.

Über das Wesen der spezifischen Energie, die im Centralnervensystem die Reflextätigkeit bedingt, wissen wir vorläufig nichts genaues; man kann aber wohl mit Recht annehmen, dass sie eigentlich die chemische Energie als Quelle hat, wie es sonst immer der Fall ist bei den übrigen Lebensvorgängen. Deswegen steht die Tätigkeit des Centralnervensystems in enger Beziehung, ja in manchen Hinsichten mehr als andere Organe, zu seinem Stoffwechsel, besonders zu seinem respiratorischen Gaswechsel. Man weiss schon längst experimentell, wie empfindlich die Centren gegen Sauerstoffmangel sind. Die neueren Versuche der Verworn-schen Schule haben aber in einer prägnanteren Weise den engen Zusammenhang zwischen Tätigkeit des Centralnervensystems und Sauerstoff dargetan.

Zuerst zeigte Verworn (45) durch seine bekannten Untersuchungen den engen Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffwechsel und den Erscheinungen der Erschöpfung und der Ermüdung, die sich entwickeln bei angestrengter Tätigkeit der Rückenmarkscentren unter dem Einfluss dissimilatorisch erregender Nervenimpulse. Er stellte, um diese Erscheinungen zu studieren, beim Frosch einen künstlichen Kreislauf

von sauerstofffreier Salzlösung her und vergiftete das Tier dann mit Strychnin. Er sah, dass, nach Unterbrechung der künstlichen Zirkulation, so dass die Lösung in den Gefässen stagnierte, während die Centren angestrengt arbeiteten, die tetanischen Krämpfe immer schwächer und kürzer und von immer länger werdenden Pausen völliger Unerregbarkeit unterbrochen wurden, bis schliesslich auch durch die stärksten peripherischen Reize keine reflektorische Zuckung mehr hervorgerufen werden konnte. »Bei Wiederherstellung des künstlichen Kreislaufes kehrte die Erregbarkeit der Centra nach wenigen Minuten wieder, ohne dass ihnen Ersatzmaterial zugeführt worden wäre, aber die Centra vermochten keine längere Tetani mehr zu vermitteln und verloren trotz andauernder Zirkulation ihre Erregbarkeit und unter immer länger werdenden Pausen bald wieder. Wurde nunmehr statt der sauerstofffreien sauerstoffgesättigte Salzlösung hindurchgespült, so kehrte nach wenigen Minuten die maximale Erregbarkeit zurück, die Pausen zwischen den tetanischen Krämpfen wurden kürzer und so konnte das Tier stundenlang erregbar gehalten werden. H. v. BAEYER (90), der diese Versuche weiterführte, konnte Frösche in einzelnen Fällen bei genügender Sauerstoffversorgung ohne jedes andere Nährmaterial 11—12 Stunden erregbar erhalten.«

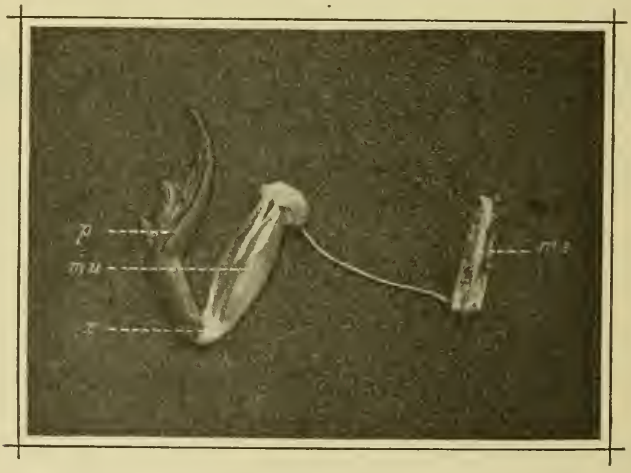


Fig. 6.

Isoliertes Reflexpräparat des Frosches. ($^4/_7$ der nat. Grösse.)

ms blossgelegtes Rückenmark; mu bis zur Stelle x enthäutete Muskeln des Unterschenkels; p Fuss mit normaler Haut.

Später schlug ich (133) einen anderen Weg ein, um die Bedeutung der äusseren Lebensbedingungen des Centralnervensystems festzustellen. Mit der künstlichen Durchspülung mit Salzlösungen sind denn manche schwerwiegende Übelstände untrennbar verbunden, vor allem die ödematöse

Anschwellung aller Gewebe, die eine längere Dauer des Überlebens des Centralnervensystems geradezu unmöglich machen.

Ich versuchte nun, das Froschrückenmark vollständig vom Körper zu isolieren und dadurch gelangte ich zu einem Rückenmarkspräparat, das, wie vorstehende Fig. 6 zeigt, aus dem von oberen Centren abgetrennten, vom Rücken her blossgelegten Froschrückenmark besteht, das sowohl mit den afferenten Organen (Haut des Fusses), wie mit den Erfolgsorganen (Muskeln des Beines) durch den Ischiadicus noch in normaler Verbindung steht. Das Präparat zeigt vorzügliche und normale koordinierte Reflexbewegungen, wenn man die Fusshaut irgendwie künstlich reizt. An einem solchen Präparat können sehr gut die äusseren, vor allem die chemischen Lebensbedingungen des Centralnervensystems festgestellt werden.

Ich fand zunächst, dass das Erhaltenbleiben der Reflextätigkeit eines solchen Präparates in enger Beziehung — in einem viel grösseren Mafsstabe, als irgend ein anderes ausgeschnittenes Organ — zu dem äusseren Sauerstoffdruck in seiner Umgebung steht. Diese Beziehung zwischen dem Sauerstoff und der Tätigkeit des Centralnervensystems habe ich durch drei Untersuchungsreihen festzustellen gesucht.

Zuerst setzte ich das isolierte Rückenmark in eine feuchte Gaskammer, durch welche man bequem einen Sauerstoff-, oder aber einen Luft- oder schliesslich einen Stickstoffstrom hindurchleiten konnte. So sah ich, dass die Reflextätigkeit bloss in dem Falle eine längere Zeit (etwa 20 Stunden) erhalten bleibt, wenn man einen reinen Sauerstoffstrom (gleich einem Druck von 760 mm Hg) hindurchleitet. Der Partiardruck des Luftsauerstoffes genügt nicht dazu, die Reflextätigkeit eines solchen isolierten Rückenmarkes für mehr als 2—3 Stunden normal zu erhalten. Durch Durchleitung von reinem Stickstoff tritt Erstickung (Lähmung infolge Asphyxie) sehr bald auf (etwa nach $^3/_4$ Stunden), von der sich das Rückenmark wieder zu erholen vermag, wenn man nachträglich — innerhalb einer Stunde — den Sauerstoffstrom durchleitet.

In der zweiten Versuchsreihe setzte ich das isolierte Rückenmark in ein flüssiges Medium, d. h. physiologische NaCl-Lösung, durch welche ich die verschiedenen Gase hindurchperlen liess.

In diesem Falle befinden sich auch die afferenten Hautorgane in einer O^2-Atmosphäre, was in der ersten Untersuchungsreihe nicht der Fall war. Wird die Menge der physiologischen Lösung, in der das Präparat liegt, oft gewechselt (einmal jede 4. bis 6. Stunde) und lässt man einen langsamen O^2-Strom hindurchperlen, so bleibt die Reflextätigkeit bis 48 Stunden erhalten.

In der dritten Reihe meiner Untersuchungen stellte ich den Centren auf einem anderen Wege Sauerstoff zur Verfügung, indem ich nämlich zur physiologischen Lösung eine kleine Menge Wasserstoffsuperoxyd

hinzufügte. Auch auf diese Weise konnte ich beobachten, dass die Reflextätigkeit eines solchen Präparates viel länger erhalten bleibt.

Die Temperatur spielt natürlich bei diesen Stoffwechselvorgängen eine Hauptrolle.

Die Ergebnisse, zu denen ich durch diese Versuche gelangte, fasste ich folgendermafsen zusammen:

1. Das Centralnervensystem verbraucht durch seine Lebenstätigkeit (Reflexerregbarkeit) eine grosse Menge Sauerstoff, auch wenn diese Tätigkeit nicht durch Muskelbewegungen zum unmittelbaren äusseren Ausdruck kommt (Ruhestoffwechsel)[1]; infolgedessen stellt ein verhältnismäfsig hoher Sauerstoffdruck seine äussere Hauptlebensbedingung dar. Unter normalen Zuständen wird derselbe ihm vom zirkulierenden Blut übermittelt.

2. Der Grund seines raschen Todes nach dessen Entfernung vom Körper oder nach Stillstand des Blutkreislaufes oder durch sonstwie mangelhaftes Funktionieren des Blutes muss deshalb vor allem in seinem dadurch bedingten Sauerstoffmangel gesucht werden; diesen Tod kann man in der Tat für sehr viele Stunden verhindern, wenn man das Centralnervensystem (isoliertes Froschrückenmark) in eine mit Sauerstoff gesättigte Gas- oder flüssige Umgebung setzt, oder wenn man ihm auf anderem Wege (durch H_2O_2) den nötigen Sauerstoff zur Verfügung stellt.

3. Niedere Temperatur vermindert diesen Sauerstoffverbrauch sehr, denn das Centralnervensystem vermag nach seiner Isolierung vom Körper während einer sehr langen Zeit (etwa 12 Stunden und mehr) in einer niedrigen Temperatur (+ 1 bis + 2 °C.) seine Reflexerregbarkeit zu erhalten, ohne dass man dasselbe in Gegenwart von einem hohen Sauerstoffdruck zu setzen braucht.

4. Dieser grosse Sauerstoffverbrauch — und dementsprechend dieses verhältnismäfsig sehr grosse Sauerstoffbedürfnis des Centralnervensystems — stellt eine spezifische Eigenschaft desselben dar, gegenüber den übrigen Geweben und Organen des tierischen Organismus, (einschliesslich des peripherischen Nervensystems: Nerven) die normalerweise imstande sind, nach Ausschluss von freiem Sauerstoff viel längere Zeit zu überleben.

Neuerdings hat H. WINTERSTEIN (156) in einer vorläufigen Mitteilung angegeben, neue Untersuchungen über die Frage des Sauerstoffwechsels in den Centren angestellt zu haben. Er ist dabei zu wichtigen Resultaten

[1] Man muss aber dabei nicht vergessen, dass diese „Ruhe“ nur eine relative Ruhe sein kann; denn auch beim völligen Fehlen jeder plötzlichen Muskelbewegung besteht immer jener schwache dauernde Kontraktionszustand jedes Muskels, den man als Tonus kennt, und welcher reflektorisch von den Centren dauernd erhalten wird.

gelangt, die wir hier kurz erwähnen wollen. Er nahm sich vor, den respiratorischen Gaswechsel (unter Anwendung des »mikrorespirometrischen« Apparates von Thunberg) des isolierten Froschrückenmarkes zu untersuchen.

»Ich fand,« schreibt er, »dass die Isolierung des Rückenmarkes noch weiter geführt werden kann, als Baglioni dies tat. Man kann das vom Rücken her freigelegte Rückenmark vorsichtig bis zur Cauda equina aus dem Wirbelkanal herausheben und auf diese Weise vollständig isolieren« [1]). Auch Winterstein konnte diese Präparate in einer Sauerstoffatmosphäre bis zu 2 Tagen erregbar erhalten. Er fand ferner, dass in diesen Esculentenpräparaten die Erstickungsdauer in reinem Stickstoff 1 bis 2 Stunden beträgt. »Vor allem,« fährt er fort, »aber blieb das völlig isolierte Rückenmark (wegen der viel günstigeren Diffussionsbedingungen des Sauerstoffes) in Luft und in Gasgemischen von noch geringerem Sauerstoffgehalt viele Stunden erregbar.« Leider findet man jedoch in seiner vorläufigen Mitteilung keine Angabe betreffs der Temperatur, zu welcher die Versuche angestellt wurden.

Er findet ferner, dass »der Sauerstoffverbrauch des isolierten Rückenmarkes unter normalen Bedingungen in einer Sauerstoffatmosphäre mindestens 20 mm^3 in der Stunde beträgt, wie sich aus annähernden Bestimmungen mit Absorption der Kohlensäure ergibt.

»Der respiratorische Quotient des ausgeschnittenen Rückenmarkes in einer Sauerstoffatmosphäre ist immer kleiner als 1.«

Nach alledem charakterisiert sich das Centralnervensystem gegenüber den übrigen Organen und Geweben durch ein höheres Sauerstoffbedürfnis. Ist nun diese spezifische Eigenschaft des Centralnervensystems eine allgemeine Eigenschaft desselben, d. h. tritt sie bei allen, ein differenziertes Centralnervensystem besitzenden Tierformen auf? Der Lösung dieser Frage versuchte ich durch besondere vergleichende Experimente an Seetieren in der zoologischen Station zu Neapel (145) näher zu treten. Die Versuchsmethoden, die ich dazu angewendet habe, bestanden einfach darin, dass ich meist einen Teil des Centralnervensystems mit den zugehörenden afferenten und efferenten Organen blosslegte und vom übrigen Organismus entfernte, dann denselben in verschiedenen Medien mit oder ohne Sauerstoff brachte und die Dauer seiner Lebenstätigkeit dabei untersuchte, wobei mir vor allem die Reflexe als Indikator dienten.

---

[1]) Zu gleicher Zeit und unabhängig vom Verf. hatte schon Fienga unter meiner Leitung auch die vollständige Isolierung des Froschrückenmarkes mit Erfolg unternommen, wovon in einer demnächst erscheinenden Mitteilung die Rede sein soll.

Aus diesen Untersuchungen ergab sich nun, dass tatsächlich ein verhältnismäfsig grösster Sauerstoffverbrauch und dementsprechend ein maximales Sauerstoffbedürfnis als allgemeine Eigenschaft des Centralnervensystems zu betrachten ist.

Indem ich wegen der Einzelheiten auf das Original verweise, will ich bloss die Schlüsse, zu denen ich durch diese Untersuchungen gelangt bin, wiedergeben.

1. Bei allen untersuchten Tieren (Medusen, Echinodermen, Würmern, Mollusken, Vertebraten) zeigt das Centralnervensystem ein spezifisch grösseres Sauerstoffbedürfnis als die übrigen Körpergewebe und Körperorgane des tierischen Haushaltes.

2. Dementsprechend sind bei allen Tieren besondere Einrichtungen vorhanden, welche das Centralnervensystem immer reichlich mit Sauerstoff versorgen.

a) Bei den Tieren (Wirbeltieren, Weichtieren, Würmern), wo die Centralelemente, unter weitgehender Centralisation der Verwaltung, weit von ihrem ursprünglichen Ort (Ektoderm; direkte Beziehung zur äusseren Umgebung) tief in den Organismus eindringend, zu Anhäufungen (Gehirn, Rückenmark, Bauchmark etc.) zusammengetreten sind, da kommen Sauerstoffüberträger (Hämoglobin, Hämocyanin, Hämerythrin) und Blutgefässe vor, denen die Aufgabe obliegt, unter anderem besonders das Centralnervensystem reichlich mit Sauerstoff zu versorgen. (Hierher gehört die bekannte anatomische Tatsache, dass die graue Substanz viel reichlicher mit Blut versorgt wird als die weisse; ferner gehören auch hier die bekannten farbenanalytischen Untersuchungen von Ehrlich u. a. m.)

Unter diesen Tieren gibt es Fälle, wo — wie z. B. beim Sipunculus — ein respiratorischer Farbstoff und noch keine Blutgefässe vorhanden sind; hier finden wir nun die bezeichnende Tatsache, dass das Centralnervensystem mit dem Sauerstoffüberträger im Gegensatz zu den übrigen Körperorganen beladen ist, eine Tatsache, die uns geradezu ad oculos demonstriert, dass eben dieses Organ am meisten Sauerstoff braucht.

b) Bei den Tieren (Stachelhäuter, Medusen), wo die Ganglienzellen noch ihre ursprüngliche Lage im Ektoderm, zerstreut im ganzen Körper, jedoch mit Andeutung an eine Centralisation in den Wasserkanälen aufweisen, besteht kein besonderer Sauerstoffüberträger und auch keine Blutgefässe, da den centralen Elementen des Nervensystems, in direkter Beziehung mit der Aussenwelt, der nötige Sauerstoff immer zu Gebote steht.

Eine Weiterentwicklung dieser letzten Einrichtung könnte man in den respiratorischen Verhältnissen der Luft bewohnenden Anthropoden — z. B. Insekten — wieder erkennen. Denn auch hier tritt bekanntlich der Umgebungssauerstoff der Luft ins Innere des Insektenkörpers durch zahlreiche

Kanäle und Kanälchen ein, die Tracheen, welche in die Haut mit besonderen Öffnungen (Stigmen) einmünden.

Aus diesem Umstande erklären sich die Eigentümlichkeiten dieser Tiere (Stachelhäuter, Medusen), dass sie im Gegensatz zu den höheren Tieren verhältnismäfsig rasch unter dem Sauerstoffmangel des Mediums leiden, ferner, dass sie rasch unter der Einwirkung der Gifte des Nervensystems zu Grunde gehen, und schliesslich, dass sie trotzdem imstande sind, in verschiedene Teile getrennt, unbeschränkt in gewöhnlichem Seewasser weiter zu leben und event. sich zu regenerieren.

3. Eine Ausnahme dieser Gesetzmäfsigkeit bezüglich des grossen Sauerstoffbedürfnisses des Centralnervensystems aller Tiere, die ein solches Organ besitzen, wäre vom Centralnervensystem einiger Würmer (Darmparasiten, Schlammbewohner) dargestellt, die besonders nach den bekannten Untersuchungen von Bunge und von Weinland, sich einer Art anaërobischen Lebens angepasst haben.

Über die intimen Vorgänge, die sich bezüglich der Sauerstoffwirkung auf die lebendige Substanz des Centralnervensystems abspielen und die chemischen Prozesse (wahrscheinlich Oxydationen), die dadurch entstehen, wissen wir vorläufig sehr wenig. In dieser Hinsicht bleibt immer noch die alte Anschauung von Pflüger des »intramolekularen« Sauerstoffes und die entgegengesetzte von anderen gemachte Hypothese, dass der Sauerstoff nicht dem Biogenmolekül selbst angehöre, sondern erst sekundär die Verbrennung der Zerfallsprodukte desselben bewirken, aufrecht erhalten. Hinsichtlich einer modernen Erörterung dieser Frage, sowie hinsichtlich der von Verworn angenommenen Theorie der Sauerstoffdepots innerhalb der Centralelemente verweisen wir auf die »Biogenhypothese« dieses Verfassers, sowie auf sein letztes Sammelreferat (155).

Ehe wir aber diesen Abschnitt über die Bedeutung des Sauerstoffes bei den Funktionen des Centralnervensystems abschliessen, ist es angezeigt, die letzten Untersuchungen von H. Winterstein über die Beziehung zwischen der Narkose und dem Sauerstoffwechsel im Centralnervensystem zu erwähnen.

In einer ersten Arbeit (91) ging er vom folgenden Gedankengang aus: Wenn man die Nervencentren eines Frosches, deren Erregbarkeit vorher durch Strychnin gesteigert wurde, und denen man durch Verdrängung des Blutes mit ausgekochter physiologischer Na Cl-Lösung alles Ersatzmaterial (vor allem Sauerstoff, wie wir gesehen haben) entzogen hat, durch fortgesetzte Reize bis zur völligen Reaktionslosigkeit erschöpft, so befinden sich dieselben nach der Hering schen Theorie von der Selbststeuerung des Stoffwechsels im Zustande höchster Assimilations-

fähigkeit, d. h. sie würden den durch die angestrengte Tätigkeit entstandenen Verlust bei Zufuhr des erforderlichen Nährmaterials (vor allem Sauerstoffs) wieder decken, wie es in der Tat die Erfahrung lehrt. Wenn man nun den Frosch narkotisiert und wenn man gleichzeitig während vollständiger Narkose durch Blutdurchströmung den assimilationsbedürftigen Neuronen neues Ersatzmaterial bietet, so muss, wenn die Narkose die Assimiliation unbeeinflusst lässt, während der Narkose eine Erholung der erschöpften Neurone stattfinden. Diese muss sich alsdann nach Verdrängung des Blutes durch Kochsalzlösung und Aufhebung der Narkose in erneuerter Leistungsfähigkeit äussern. Umgekehrt darf, wenn die Narkose auch die Assimilationsphase lähmt, auch nach Aufhebung der Narkose keine Erholung eingetreten sein.

Alle Versuche haben nun in übereinstimmender Weise gezeigt, »dass bei Blutdurchspülung von einer Zeitdauer, die, wie die Erfahrung lehrt, reichlich genügt, um eine Erholung zu ermöglichen, in der Narkose dennoch keine Erholung eintritt. Das heisst mit andern Worten, dass die Narkose nicht bloss den Zerfall, sondern auch den Aufbau der lebendigen Substanz, nicht bloss die Dissimilation, sondern auch die Assimilation lähmt«.

Da es sich hier aber eigentlich um das Centralnervensystem des Frosches und hauptsächlich um den Sauerstoffwechsel handelt, so können wir a fortiori schliessen, dass die Wirkung der Narkose auf die Centralelemente sich dadurch äussert, dass sie auch die Sauerstoffaufnahme erschwert oder gar verhindert.

Durch spätere Untersuchungen, die H. Winterstein (149) vergleichend an niederen Seetieren angestellt hat[1]), gelangt der Verf. zu Ergebnissen, die die enge Verwandtschaft zwischen Narkose und Sauerstoffatmung des Centralnervensystems noch näher beleuchten. Denn er kommt zu dem Schluss, dass die durch Narkose bedingte Lähmung eigentlich bloss als eine Erstickungslähmung (d. h. Lähmung infolge von Asphyxie) aufzufassen ist. Diese Erklärung der Narkose würde wohl eine Stütze in meinen früheren Beobachtungen (vergl. S. 100—102) über die Narkosewirkung einiger Phenolderivate finden.

Im folgenden wollen wir einige Versuchsergebnisse von H. Winterstein anführen.

»Biologische und gasanalytische Methodik führen . . . übereinstimmend zu dem Ergebnis, dass die Narkose die Sauerstoffatmung der Gewebe behindert.«

---

[1]) Auch in diesen Untersuchungen wurden eigentlich lediglich die Lebenserscheinungen des Centralnervensystems der verschiedenen Tiere ins Auge gefasst, denn der Verf. benutzte dabei als Indikatoren hauptsächlich Reflexbewegungen der Tiere. Deshalb finden sie hier ihren richtigen Platz.

»Die Narkose vermindert den Sauerstoffverbrauch nach Mafsgabe ihrer Konzentration und zwar nicht einfach durch Herabsetzung des Sauerstoffbedarfs, sondern durch direkte Behinderung der Sauerstoffatmung.«

»So gelangen wir zu der Vorstellung, dass in dieser Herabsetzung der Oxydationsprozesse das Wesen der Narkose zu suchen ist, und dass die Narkose eine Erstickung durch Behinderung der Sauerstoffatmung darstellt.«

Auch die Wärmelähmung wäre, dem Autor nach, als eine Erstickung aufzufassen, »bedingt dadurch, dass die Sauerstoffatmung für den gesteigerten Sauerstoffbedarf unzureichend wird«. Er gelangte eben durch seine Untersuchungen über die Interferenzwirkung zwischen Wärmelähmung und Narkoselähmung zu den eben angeführten Annahmen bezüglich des Wesens der Narkose.

»Die Wärmelähmung tritt in der Narkose bei niedrigerer Temperatur ein als beim unvergifteten Organismus; oder umgekehrt ausgedrückt: eine bei gewöhnlicher Temperatur unvollständige Narkose wird durch Erhöhung der Temperatur über eine gewisse Grenze in eine vollständige verwandelt. Die Intensität der Narkose ist also nicht bloss eine Funktion der Konzentration des Narkotikums, sondern auch eine Funktion der Temperatur.«

Ist diese Erklärung der Narkose als Erstickung richtig, so wäre dann auch die bekannte Erfahrung leicht erklärlich, dass das Centralnervensystem vor allen übrigen Organen durch Narkotika affiziert wird, da dasselbe eben auch das höchste Sauerstoffbedürfnis aufweist.

Was den Stoffwechsel bezüglich der übrigen Nährmaterialien im Centralnervensystem betrifft, so wissen wir nur, dass sie vermutlich in reichlicher Menge als Reserve vorhanden sind, denn das isolierte Froschrückenmark vermag, wie wir gesehen haben, bei ausschliesslicher Sauerstoffzufuhr, d. h. ohne Zufuhr sonstiger Nährstoffe, tagelang am Leben sich zu erhalten. In dieser Hinsicht bestehen also ganz genau dieselben Verhältnisse wie für andere ausgeschnittene Organe (Herz, Muskeln etc.). So fand ich (133), dass eine wirklich, wenigstens für eine Zeitlang indifferente künstliche Lösung, in der man das isolierte Rückenmark am Leben erhalten kann, ungefähr dieselben Elektrolyten enthalten muss, wie das Blutplasma, besonders muss aber eine genügende Menge NaCl vorhanden sein, das dabei durch einige andere Na-Salze ersetzt werden kann, die allerdings nur für kurze Zeit die Lebenstätigkeit der Centren zu erhalten vermögen. Wird z. B. ein solches Rückenmark in eine isotonische Lösung von einem sonst indifferenten chemischen Stoff (z. B. Glykose) gebracht, so verschwindet nach einiger Zeit (die durch Erniedrigung der Temperatur sehr viel verlängert werden kann) die Reflexerregbarkeit, die

zurückkehrt, wenn man es nachträglich wieder in Gegenwart von NaCl bringt. Der Grund hiervon liegt vermutlich in der Herausdiffundierung des in den Centralelementen sich befindlichen und als integrierender Bestandteil ihres normalen Stoffwechsels fungierenden Natriumchlorides.

In dieser Hinsicht bietet aber — wie gesagt — das Centralnervensystem keinen Unterschied gegenüber den übrigen Organen des tierischen Körpers (Herz, Muskel, periphere Nerven).

Die Ca-Salze scheinen immerhin für das Froschrückenmark keine so grosse Rolle zu spielen, wie für das Herz; diesbezüglich müsste man aber eingehendere Untersuchungen anstellen, besonders weil dieselben Ca-Salze nach Sabbatani doch für die normalen Funktionen des Grosshirns eine wichtige Bedeutung hätten.

9. Elektrische Erscheinungen, die die Tätigkeit des Centralnervensystems begleiten.

Untersuchungen über die elektrischen Erscheinungen, die die Tätigkeit des Centralnervensystems in Übereinstimmung mit den bekannten allgemeinen Erfahrungen an peripheren Nerven, am Herzen, an Muskeln, an Drüsen etc. begleiten sollten, wurden von vielen Forschern speziell an Gehirncentren ausgeführt. Sie wurden aber auch vielfach am Froschrückenmark von Setschenow (1881) zuerst und dann von Beck (77) eingehend untersucht. Man fand dabei ganz ähnliche Erscheinungen (Demarkationsstrom oder Ruhestrom und Aktionsstrom — negative Schwankung —) wie an den übrigen Organen. Nur wegen der Kompliziertheit des Baues des Centralnervensystems ist man nicht imstande, ohne weiteres den eigentlichen Sitz dieser elektromotorischen Erscheinungen genau festzustellen. In dieser Hinsicht kommen natürlich vor allem die Nervenfaser und die eigentlichen Centralelemente in Betracht. Da andererseits eine sicher festgestellte Tatsache ist, dass die Nervenfaser allein (in den peripheren Nerven) diese elektromotorischen Erscheinungen in Zusammenhang mit ihrer Lebenstätigkeit zu erzeugen vermögen, so ist der Schluss berechtigt, dass die am Centralnervensystem beobachteten elektrischen Erscheinungen lediglich den in ihnen verlaufenden Nervenfasern zuzuschreiben sind. In dieser Beziehung seien nebenbei die klassisch gewordenen Untersuchungen von Gotch und Horsley (1888 bis 1893) am Centralnervensystem der Katzen und Affen erwähnt, die sie hauptsächlich zum Zwecke ausführten, den intracentralen Verlauf der Nervenfasern festzustellen.

Jedoch nahmen andere Forscher an, ohne es aber experimentell nachzuweisen, dass auch die eigentliche Tätigkeit der Centralelemente von elektrischen Erscheinungen begleitet wird. Von vornherein stände dieser Annahme nichts entgegen; um sie aber experimentell nachzuweisen, müsste

man ein Mittel finden, welches die Nervenfaser von den Centralelementen in der Hinsicht ihrer spezifischen Tätigkeiten unterscheiden liesse. Ich versuchte nun, diese Frage experimentell zu lösen, indem ich dabei die bekannte spezifische Strychninwirkung anwendete (147).

Wir wissen jetzt mit voller Sicherheit, dass es Gifte (Strychnin und Phenol) gibt, die nur auf bestimmte Teile des Centralnervensystems, und zwar auf dessen Centralelemente und nicht auf die Nervenfasern einwirken. Wir haben also hier Mittel, um die Lebenszustände der Centralelemente unabhängig von den Nervenfasern zu verändern. Wie werden sich nun die elektrischen Erscheinungen bei einem mit Strychnin event. mit Phenol vergifteten Rückenmark verhalten?

Nach Feststellung des normalen Demarkationsstromes und des Aktionsstromes, der einen gewöhnlichen Reflex, wie gesagt, begleitet, vergiftete ich die betreffende Pars lumbalis durch sorgfältige Betupfung mit einer ganz schwachen Strychninlösung und setzte die galvanometrische Beobachtung fort. Nun stellte sich heraus, dass während der Giftabsorption seitens der Centralelemente allmählich die Magnetablenkung, die den Demarkationsstrom angibt, stetig zunimmt, bis sie schliesslich das Doppelte und manchmal noch mehr wie am unvergifteten Rückenmark erreicht, selbstverständlich bevor noch irgend ein Tetanus am erhaltenen Bein zu beobachten ist. Unter Anwendung eines bestimmten Potentiometers konnte ich die angegebenen Veränderungen der elektrischen Erscheinungen genau quantitativ verfolgen.

Wird nun die Fusshaut schwach berührt, so treten die bekanntlich langdauernden reflektorischen Strychnintetani ein, während man ausnahmslos am Galvanometer eine ganz ausgiebige negative Schwankung (etwa zehnmal so gross wie beim normalen Reflex) beobachtet.

Aus diesen Versuchen am isolierten Froschrückenmark ergibt sich also, dass, während das Strychnin die Ganglienzellen affiziert und diese in ihren inneren Lebensvorgängen eine Veränderung erfahren, die zu einer ungeheuren Erhöhung ihrer dissimilatorischen Erregbarkeit führt, auch der aus diesem Rückenmark abgeleitete Demarkationsstrom eine entsprechende Veränderung erfährt, indem sein Wert auf das Doppelte und mehr aufsteigt. Da unter diesen Umständen gar keine Erregung von den Ganglienzellen ausgeht resp. keine Erregung der Nervenfasern stattfindet, so kann man mit genügender Sicherheit den Schluss ziehen, dass die am Demarkationsstrom wahrgenommene Veränderung ausschliesslich mit den intimen Vergiftungsvorgängen der Centralelemente einhergeht, was ein in direkter experimenteller Beweis dafür ist, dass auch die Tätigkeit der Centralelemente mit Entwicklung elektromotorischer Erscheinungen verbunden ist.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die bioelektrische Methode zur Erforschung der Tätigkeit des Centralnervensystems überhaupt bisher spärliche Anwendung gefunden hat, weil man dabei zunächst manche praktische Schwierigkeiten zu überwinden hat, und zweitens weil man viele Enttäuschungen gerade in diesem Gebiete der experimentellen Physiologie des Centralnervensystems zu verzeichnen hat[1]), die aber bloss einer Verkennung der bioelektrischen Untersuchungen als Methode entsprungen sind. Durch diese Forschungsmethode haben wir doch den für manche Frage bedeutungsvollen Vorteil, uns vom Erfolgsorgan (Muskel) unabhängig zu machen.

Zusammenfassung.

In den folgenden Zeilen wollen wir die Hauptergebnisse, zu denen wir durch die vorliegende Übersicht gelangt sind, mit wenigen Sätzen zusammenfassen.

Die allgemeine physiologische Aufgabe des Centralnervensystems besteht in der Vermittlung von Reflexwirkungen.

Als Reflexwirkungen bezeichnet man sowohl Tätigkeitserscheinungen der Muskeln wie der Drüsen. Alle echten Reflexwirkungen haben die Eigenschaft gemeinsam, eine geeignete bestimmte Reaktion auf peripherische Reize darzustellen. Alle Reflexwirkungen tragen daher die Merkmale einer gewissen Zweckmäfsigkeit und besitzen ausnahmslos unter normalen Zuständen eine grosse biologische Bedeutung für die Selbsterhaltung des tierischen Individuums oder des Spezies; sie gehören zu der Reihe der wichtigsten Schutz- oder Verteidigungsvorrichtungen, die die verschiedenen Tierspezies durch Auslese gewonnen und vererbt haben.

Jeder Reflex hat seine anatomische Grundlage in einer Reihe verschiedener, miteinander innig verknüpfter Organe, deren normale Tätigkeit unbedingt notwendig ist zum normalen Ablauf des betrachteten Reflexes; man unterscheidet die peripherischen Organe, die zur Aufnahme des Reizes bestimmt sind, die afferenten Nerven, denen die Funktion obliegt, die durch die Reize entstandenen Erregungen zum Centralnervensystem zu leiten, das Centralnervensystem, welches die zu ihm gelangenden Erregungen in bestimmte Erregungen (oder Hemmungen) von bestimmten motorischen oder sekretorischen nervösen Mechanismen umwandelt, der

[1]) Vgl. z. B. die wunderbaren Schlussfolgerungen, die FLEISCHL v. MARXOW (1890) u. a. aus diesbezüglichen Untersuchungen an Gehirncentren von Warmblütern zogen, indem sie glaubten, endlich ein physikalisches Kennzeichen der Seelentätigkeit dadurch gefunden zu haben.

efferente Nerv, der diese Erregungen zu den Erfolgsorganen (Muskeln, Drüsen) hinleitet.

Hier ist die Rede bloss von der Rolle des Centralnervensystems, hauptsächlich in Bezug auf die quergestreiften Skelettmuskeln.

Daraus ergibt sich zunächst, dass, zum Zustandekommen eines wahren Reflexes mit allen seinen Merkmalen, erstens der Reiz auf die peripherischen reizaufnehmenden Organe einwirken muss (sog. adäquate Reize), und zweitens, dass jede normale Reflexbewegung eine koordinierte Bewegung ist, die also in einer Erregung (Zusammenziehung) bestimmter Muskelgruppen und zu gleicher Zeit in einer Hemmung (Erschlaffung) anderer Muskeln besteht.

Infolgedessen muss man annehmen, dass jeder auch kleine Abschnitt des Centralnervensystems (z. B. die Pars lumbalis eines Froschrückenmarkes), der imstande ist, Reflexbewegungen zu vermitteln, das Vermögen in sich besitzt, die völlige Koordination der von ihm vermittelten Reflexbewegungen zu bewirken. Mit anderen Worten muss man anerkennen, dass die Koordination bezw. die Hemmung (d. h. die Verwandlung von dissimilatorischen Erregungen in Hemmung = dissimilatorische Lähmung oder assimilatorische Erregung) eine allgemeine Eigenschaft des ganzen Centralnervensystems darstellt. Man braucht infolgedessen nach keinen besonderen Koordinationscentren oder Hemmungscentren, wie man früher dies so oft tat, zu suchen. Wir haben ferner gesehen, dass diese Eigenschaft der Koordination speziell der afferenten (sensiblen) Reihe der Centralelemente gehört.

Als weitere Schlussfolgerung dieser Betrachtungen ergibt sich die intime Beziehung zwischen der Natur und Stärke der Reize und der Natur und Stärke der Reflexbewegungen. Wir sahen (vgl. S. 22 folg.), dass in dieser Hinsicht die verschiedenen Reize in schädigende und begünstigende Reize eingeteilt werden können: die ersten werden durch bestimmte Abwehrbewegungen, die in ihrem Umfange in direkter Beziehung zur Reizintensität stehen, entfernt; die zweiten lösen bestimmte Bewegungen aus, die eine biologische Bedeutung für den tierischen Haushalt besitzen (Gehen, Atmen etc.).

Bisher haben wir, der Einfachheit halber, lediglich den Fall des Zustandekommens einzelner Reflexe unabhängig von einander betrachtet.

Dieser Fall verwirklicht sich aber unter normalen Zuständen des tierischen Organismus, welcher verschiedenen Reizen der Umgebung und seines Inneren zu gleicher Zeit ausgesetzt ist, kaum jemals. Dann muss man die Frage des Zusammenwirkens verschiedener Reize (oder Reflexe), die gleichzeitig die Centralorgane affizieren, erörtern. Hier kann man zuerst zwei Möglichkeiten unterscheiden: entweder vermögen die zu gleicher Zeit ausgelösten Reflexe ganz unabhängig von einander zu verlaufen (was aber

überhaupt sehr selten der Fall zu sein scheint) oder aber vermögen sie sich gegenseitig zu beeinflussen. In dieser letzten Möglichkeit können die Reize sich summieren, verstärken (die sog. Bahnung) oder sonst hemmen (die sog. reflektorische Hemmung). Auch hier haben wir mit allgemeinen Eigenschaften des Centralnervensystems zu tun.

In dieser Hinsicht der Interferenzwirkungen verschiedener Reize (oder Reflexe) scheint wiederum das allgemeine ökonomische Prinzip der lebendigen Substanz zu bestehen. Wird z. B., wie es oft der Fall ist, auf ein und denselben schädigenden Reiz durch zwei verschiedene Reflexe — der eine z. B. vom Rückenmark und der andere vom Gehirn (höhere Sinnesorgane) vermittelt — reagiert, so antwortet das normale Tier für gewöhnlich in Wirklichkeit bloss mit dem einen (von den höheren Sinnesorganen vermittelt), während der andere (vom Rückenmark) gehemmt wird. Wenn man z. B. die Fusszehe eines normalen Frosches kneift, so reagiert der Frosch mit einem Sprung, wenn man hingegen einen Rückenmarksfrosch auf dieselbe Weise reizt, so erzielt man die bekannten Abwehrreflexe, die vom Rückenmark vermittelt werden, und welche im ersteren Falle nicht auftraten.

Auf diese Weise kann man die Erfahrung erklären, dass die höheren Centren die Reflextätigkeit der untergeordneten Centren (Rückenmark, Bauchmark) hemmen.

Werden künstliche Reize nicht auf die reizaufnehmenden Organe, sondern auf eine beliebige Strecke des Reflexbogens angebracht, so entstehen natürlicherweise keine echten koordinierten Reflexwirkungen.

In der nachstehenden Tabelle (S. 118 u. 119) haben wir die verschiedenen motorischen Effekte zusammengestellt, die auf künstliche Reize, auf verschiedene Stellen des Reflexbogens angebracht, folgen. Sie bedarf keiner weiteren Erläuterung.

Im Centralorgane sind zwei verschiedene Arten von Elementen physiologisch zu unterscheiden, die als integrierende Bestandteile jedes centralen Reflexabschnittes zu betrachten sind. Durch ihre normale nacheinander folgende und ineinander greifende Tätigkeit und Zusammenwirken entstehen die koordinierten reflektorischen Vorgänge, die, wie wir sahen, die physiologische Aufgabe des Centralnervensystems darstellen.

Diese zwei Arten von Centralelementen sind auf Grund bestimmter eigener, experimentell nachweisbarer Merkmale als selbständige Einheiten zu erkennen und von einander zu unterscheiden.

a) Erste Art der Centralelemente. Dies sind die motorischen oder efferenten Centralmechanismen, die in den grossen Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarks der Wirbeltiere (Frosch) oder in den Ganglienzellen des Ganglion stellatum der Cephalopoden ihren

anatomischen Ausdruck finden. Jedes einzelne Element dieser Art steht in Verbindung mit mehreren Elementen der zweiten Art, von denen sie normalerweise beim Zustandekommen des Reflexes in dissimilatorische Erregung oder bezw. in Hemmung versetzt werden. Diese Elemente hat daher Sherrington neuerdings als »letzte gemeinsame Strecke« bezeichnet. Infolgedessen kann man mit ihm auch schliessen: »die letzte gemeinsame Strecke ist daher ein Werkzeug passiv in den Händen von gewissen Gruppen von Reflexbahnen«.

Ihre physiologischen Merkmale entsprechen auch sehr gut ihrer Aufgabe.

Sie sind immer unter normalen Zuständen imstande tetanische Erregungen zu vermitteln, denn ihr Refraktärstadium (Erholungszeit) ist überhaupt verhältnismäfsig sehr kurz. Infolge dieses Refraktärstadiums besitzen sie, andererseits, mit grosser Wahrscheinlichkeit einen eigenen Tätigkeitsrhythmus.

Sie bieten eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel und Narkotika, als die zweite Art der Centralelemente.

Sie besitzen ferner die Eigenschaft, auf einzelne direkte mechanische oder elektrische Reize mit einem langdauernden Zustand von dissimilatorischen Erregungen (tetanische Krämpfe oder fibrilläre Zuckungen der von ihnen innervierten Muskeln) zu reagieren. Ob sie auch auf physiologische einzelne Erregungen — die nämlich von den Centralelementen der zweiten Arten ausgehen — mit tetanischen Erregungen antworten, bleibt dahingestellt, obwohl es wahrscheinlich ist.

Sie werden ferner von bestimmten Giften (Phenol und Phenolderivate) elektiv affiziert, die ihre dissimilatorische Erregbarkeit erhöhen und infolgedessen das besondere Bild der klonischen Krämpfe in den von denselben innervierten Körpermuskeln hervorrufen.

Wahrscheinlich gehören auch die Centralelemente, aus denen die sekretorischen Nerven entstehen, hierher.

b) Zweite Art der Centralelemente. Zu dieser Reihe der Centralelemente gehören sehr wahrscheinlich alle übrigen Elemente des Centralnervensystems, die nicht zur ersten Art gehören.

Sie stehen in direkter Verbindung mit den afferenten (sensiblen) Bahnen, von denen sie wahrscheinlich die centralen Endstätten darstellen. Andererseits stehen sie in direkter Verknüpfung mit mehreren motorischen Centralelementen, auf welche sie ihre Erregungs- oder Hemmungsimpulse einwirken lassen. Wahrscheinlich sind sie auch miteinander durch lange oder kurze Bahnen verbunden; tatsächlich bewerkstelligen sie durch ihre immer grösser werdende Zahl und Weiterentwicklung die Bedingung, die in den höheren Säugetieren und Insekten am weitesten realisiert wird, dass nämlich eine möglichst grosse Zahl von peripheren Reizen (besonders

Wirkungen der, auf verschiedene Stellen des Reflexbogens künstlich angebrachten Reize.

Ort der Reizung	Wirkung der Erregung in den afferenten Bahnen	Wirkung der Erregung in den afferenten Centralelementen (sensible oder Koordinationsmechanismen)	Wirkung der Erregung in den efferenten Centralelementen (motorische Mechanismen, letzte gemeinsame Strecke)	Wirkung im Erfolgsorgan (Muskeln)
Periphere reizaufnehmende Organe (Haut) (Adäquate Reize)	wird nur durch bestimmte Nervenfasern centralwärts geleitet.	a) unter normalen Zuständen wird für einige bestimmten motorischen Elemente in Erregung, für andere in Hemmung umgewandelt und als solche weitergeleitet:	*α*) unter normalen Zuständen werden einige bestimmte Gruppen erregt und andere gehemmt;	Koordinierte Reflexbewegungen (Erregung einiger Muskeln und zu gleicher Zeit Hemmung der Antagonisten).
			β) unter abnormem Zustand erhöhter dissimilatorischer Erregbarkeit (Phenolwirkung) wirken auch die ganz schwachen Erregungen, die normalerweise keine Entladungen herbeiführen, als starke Erregungen; Missverhältnis zwischen der Intensität der zugeführten Erregungen und derjenigen ausgehenden.	Klonische Krämpfe, die doch die Koordination der Bewegungen erkennen lassen.
		b) unter abnormem Zustand erhöhter dissimilatorischer Erregbarkeit (Strychninwirkung) werden alle, auch die sonst nicht wirksamen schwachen Erregungen ausnahmlos als Erregungen umgewandelt	Alle Elemente werden zu gleicher Zeit erregt.	Unkoordinierte tetanische Krämpfe der sämtlichen Körpermuskeln.

Der afferente Nerv	wird durch alle getroffenen Nervenfasern centralwärts geleitet.	a) unter normalen Bedingungen, wird ungleichmäfsig und nicht systematisch von allen betroffenen Elementen entweder in Erregung oder in Hemmung umgewandelt; wegen des langen Refraktärstadiums dieser Elemente können jedenfalls tetanische Reize nicht in tetanisierende Erregungen umgewandelt werden;	erregt oder gehemmt werden, wenn sie sich nicht in erhöhter dissimilatorischer Erregbarkeit (Phenolwirkung) befinden; in diesem Fall treten sonst dieselben Erscheinungen wie oben unter β auf.	wegungen: gewöhnlich einzelne Zuckungen oder Erschlaffungen (man kann unter Umständen noch Spuren der Koordination erkennen). Unter Phenolwirkung klonische Krämpfe (vgl. oben).
		b) bei erhöhter dissimilatorischer Erregbarkeit wird ausnahmslos in Erregung umgewandelt: das kürzer gewordene Refraktärstadium gestattet tetanische Erregungen.	Alle Elemente werden erregt.	Tetanische nicht koordinierte Krämpfe.
Die centrifugalen cerebrospinalen Bahnen.	—	—	Alle Elemente werden indirekt erregt. Da ihr Refraktärstadium sehr kurz ist, so können tetanisierende Reize als tetanische Erregungen (im Eigenrhythmus?) umgewandelt werden.	Nicht koordinierte Bewegungen.
Die Centren selbst (Rückenmark).	—	—	Alle Elemente werden direkt erregt. Einzelne starke Reize (mechanische, elektrische) werden in langdauernde tetanische Erregungen umgewandelt.	Nicht koordinierte Bewegungen.
Die sogen. motorische Rindenzone.	—	—	Einige Elemente werden indirekt erregt und andere systematisch gehemmt.	Bestimmte koordinierte Bewegungen.

durch Vermittlung hochdifferenzierter Sinnesorgane) aufgenommen werden, und so können sie in der harmonischen Reaktion des Organismus durch Reflexe eingreifen.

Hier betrachten wir die Centralelemente dieser zweiten Art, die im Rückenmark des Frosches vorhanden sind. Ihre physiologische Aufgabe besteht vor allem darin, die zu ihnen geleiteten, von den peripheren Reizen bedingten Erregungen in dissimilatorische Erregung für gewisse motorische Elemente und in Hemmung für andere zu verwandeln, sodass jene koordinierte motorische Reaktion entsteht, die wir in den wahren Reflexwirkungen kennen gelernt haben. Die Umwandlung der Erregungen, diese Hauptfunktion des Centralnervensystems, würde also nach unseren Erfahrungen von diesen Centralelementen zu stande gebracht. Aus diesem Grunde schlagen wir vor, dieselben auch als Koordinationsmechanismen des Centralorgans zu bezeichnen, anstatt der gewöhnlichen allgemeinen Bezeichnung von afferenten (sensiblen) Elementen. Sie finden in der grauen Substanz des Dorsalteiles (sog. Hinterhörner etc.) des Rückenmarkes ihren anatomischen Ausdruck.

Ihre experimentell nachweisbaren physiologischen Merkmale, die ihrer Funktion genau entsprechen, bestehen im Folgenden.

Sie zeigen gegen äussere rhythmisch aufeinanderfolgende Reize ein verhältnismäfsig langes Refraktärstadium; auf dieser Eigenschaft beruht die allgemeine Erfahrung, dass man durch tetanisierende Reize der afferenten Bahnen niemals unter normalen Zuständen reflektorische Tetani erzielen kann.

Sie sind die empfindlichsten Elemente gegen Sauerstoffmangel und Narkosewirkung.

Sie werden ferner von bestimmten Giften (Strychnin) elektiv affiziert, die ihre dissimilatorische Erregbarkeit erhöhen. Die Folgen einer solchen Erhöhung der dissimilatorischen Erregbarkeit (die auch durch andere Mittel hervorgerufen werden kann, z. B. im ersten Stadium des Sauerstoffmangels etc.) dieser Centralelemente äussern sich als eine recht eigentümliche Veränderung der Gesamtfunktion des Centralnervensystems. Man kann behaupten, dass dadurch diese Elemente zunächst die Fähigkeit verlieren, die von der Peripherie zu ihnen gelangenden Erregungen teilweise in dissimilatorische Erregungen und teilweise in Hemmung umzuwandeln, denn alle werden in Erregungen verwandelt, sodass keine koordinierte Reflexbewegungen mehr zu stande kommen; ausserdem wird ihr eigentümliches langes Refraktärstadium bedeutend verkürzt, so dass schliesslich die bekannten langdauernden Strychnintetani entstehen.

Zum Zustandekommen derselben Tetani müssen also zwei Bedingungen verwirklicht werden: zunächst abnorme Erhöhung der dissimilatorischen Erregbarkeit dieser Centralelemente zweiter Art, und zweitens dauerndes Einwirken peripherer Reize.

Die sog. motorische Rindenzone der höheren Säugetiere gehört sehr wahrscheinlich nicht zu der ersten Art der wirklichen motorischen Centralelemente, sondern zu der letzten erwähnten Art der Koordinationsmechanismen. Durch künstliche Reize vermittelt sie in der Tat koordinierte Bewegungen; sie weist ferner ein langes Refraktärstadium unter normalen Zuständen auf; erst wenn ihre dissimilatorische Erregbarkeit (durch allzu starke elektrische Reize oder mechanische Dauerreize — Kompression —) stark erhöht wird, ist auch sie imstande, verallgemeinerte unkoordinierte Krämpfe (sog. kortikale Epilepsie) der Körpermuskeln hervorzurufen.

Es gibt keine stichhaltige experimentelle Beweisgründe, die uns dazu zwingen, eine andere Form von Tätigkeit als die bisher besprochene Reflextätigkeit im Centralnervensystem anzunehmen, wenn wir wenigstens den Boden der objektiven Beobachtungen nicht verlassen wollen.

Nach dieser Darstellung scheint es, als ob zum Zustandekommen einer Reflexerscheinung die Tätigkeit von wenigstens zwei verschiedenen Centralelementen notwendig ist. Dagegen ist es nicht ausgeschlossen, dass — vielleicht an ganz niederen Organismen — nur eine Art dazu genügt. Es wäre wirklich wünschenswert zu ermitteln, ob in diesen Fällen eine wahre Koordination in dem Sinne, wie wir sie hier angenommen haben, in den betreffenden Reflexbewegungen vorhanden ist. Im übrigen will ich nochmals den Umstand ausdrücklich betonen, dass in dieser Darstellung das Wort Centralelemente oder Centralmechanismen gar nicht ohne weiteres als Ganglienzellen oder Neuronen zu verstehen ist. Ich habe nicht die Möglichkeit ausgeschlossen (nur deswegen, weil mir keine hinreichende Gründe dafür oder dagegen zur Verfügung standen), dass diese Mechanismen vielmehr in den Übergangsstellen (Synapsen) von einer Bahnendigung zur anderen ihren anatomisch-histologischen Ausdruck finden.

Der normale Ablauf der vom Centralnervensystem vermittelten Reflexfunktion steht, wie übrigens alle Lebenserscheinungen der lebendigen Substanz, in engem Zusammenhang mit den intimen Stoffwechselvorgängen der einzelnen Centralelemente. In dieser Hinsicht hat sich ein sehr grosses Sauerstoffbedürfnis als ein, das Centralnervensystem selbst vom peripheren Nervensystem auszeichnendes Merkmal experimentell erwiesen.

Auch die Narkose- und Wärmelähmung wären nach neueren Untersuchungen im Grunde als Erstickungslähmung aufzufassen.

Literatur.

(Die mit * gekennzeichneten Mitteilungen waren dem Verf. im Originaltext nicht zugänglich. Die eingeklammerte ( ) Seitenzahl, die den einzelnen Literaturangaben folgt, zeigt die Seite an, wo die betreffende Arbeit in der vorliegenden Darstellung erwähnt wurde.)

1. Müller, Joh., Handbuch der Physiologie des Menschen. 4. Aufl., Coblenz 1844. (9.)
2. Pflüger, Über die sensorischen Funktionen des Rückenmarkes. Berlin 1853. (23.)
3. Marchand, Versuche über das Verhalten von Nervencentren gegen äussere Reize. Pflügers Arch. **18**, 1878, 511—543 (78.)
3a. Preyer, Über die Ursache der ersten Atembewegung. Sitzungsber. der Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwissensch. Jahrg. 1880. (44 folg.)
4. Birge, Über die Reizbarkeit der motorischen Ganglienzellen des Rückenmarkes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1882, 481—489. (77 folg.)
5. Kronecker, U. u. Stanley Hall, G., Die willkürliche Muskelaktion. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1879, Suppl.-Bd. 11—47. (94.)
6. Hering, E., Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. Lotos 1888. (42, 95.)
7. Frenzel, Über die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere. Pflügers Arch. **50**. 1891, 191—214. (26 folg.)
8. Fredericq, Über Autotomie. Pflügers Arch. **50**, 1891. (26 folg.)
9. Schlick, Zur Kenntnis der Strychninwirkung. Pflügers Arch. **47**, 1890. (96 folg.)
10. Hering, H. E., Über die nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln auftretende Bewegungslosigkeit des Rückenmarkfrosches. Pflügers Arch. **54**, 1893. (82.)
10 bis Biedermann, W, Elektrophysiologie. Jena, G. Fischer 1895. (65, 76.)
11. Verworn, M., Tonische Reflexe. Pflügers Arch. **65**, 1896. (34.)
12. v. Uexküll, J., Physiologische Studien an Eledone moschata. Zeitschr. f. Biol. **28** 1892. — II. Die Reflexe des Armes. Ebenda **30**, 1894. — III. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Nerven. Ebenda. — IV. Zur Analyse der Funktionen des Centralnervensystems. Ebenda. (66.)

1897.

13. Maxwell, Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden. Pflügers Arch. **67**.
14. v. Uexküll, Über Reflexe bei den Seeigeln. Zeitschr. f. Biol. **34**.
15. Bethe, Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Centralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch. **68**, 449—545.
16. — Das Nervensystem von Carcinus maenas. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. I. Teil. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgesch. **50**. (25.)
17. Bickel, A., Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Aales. Pflügers Arch. **68**.
18. — Recherches sur les fonctions de la moëlle épinière chez les tortues. Rev. méd. de la Suisse rom.
19. Bergman, Über die Reflexerregbarkeit der Frösche bei Hemmung der Zirkulation. Skandinav. Arch. f. Physiol. **7**.
20. Broca et Richet, Période réfractaire dans les centres nerveux. C. R. de l'Acad. **124**, 96—99. (91.)
21. — Période réfractaire dans les centres nerveux, ondulation nerveuse, et conséquences qu'en résultent au point de vue de la dynamique cérébrale, Ebenda 573—577. (91.)
22. — Période réfractaire et synchronisation des oscillations nerveuses. Ebenda 697—700. (91.)

1898.

23. Bethe, A., Das Centralnervensystem von Carcinus maenas. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. II. Teil. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch **51**. (25, 49.
24. — Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Arch. **70**.
25. Bickel, A., Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Amphibien und Reptilien. Pflügers Arch. **71**.

26. Morat, I. P., Sur le pouvoir transformateur des cellules nerveuses à l'égard des excitations. Archiv d. physiol. norm. et pathol.
27. Verworn, M., Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems. I. Teil. Die sogenannte Hypnose der Tiere. Jena. (35.)

1899.

28. Marinesco, G., Recherches sur la biologie de la cellule nerveuse. Arch. f. (Anat. u.) Physiol..
29. Caselli, A., Untersuchungen über die reflexhemmende Funktion des oberen Schlundganglion der Languste. Pflügers Arch. **74.**
30. Pompilian, Accélération et inhibition des mouvements automatiques de la sangsue. C. R. d. l. soc. de Biol. (39.)
31. — Temps de réaction nerveuse chez les mollusques. C. R. d. l. soc. d. Biol. (39.)
32. — Automatisme, période réfractaire et inhibition des centres nerveux des insectes. C. R. d. l. soc. d. Biol. (39, 92.)
33. — Automatisme de la moëlle du triton et automatisme des éléments nerveux en general. C. R. d. l. soc. d. Biol. (39.)
34. Danilewsky, B., Über die tonischen Reflexe und ihre Hemmung. Pflügers Arch. **78.**
35. Muskens, Muskeltonus und Sehnenphänomene. Neurolog. Centralbl.
36. Uschinsky, N., Zur Frage von der Ermüdbarkeit der Reflexapparate des Rückenmarkes. Centralbl. f. Physiol. **13.**
37. Joteyko, J., Recherches expérimentales sur la fatigue des centres nerveux et des organes terminaux par l'excitation éléctrique. C. R. de l. soc. d. Biol.
38. Lapinsky, M., Über Epilepsie beim Frosche. Pflügers Arch. **74.**
39. Duccescbi, V., Sul metabolismo dei centri nervosi. I. L'acqua nelle funzioni del sistema nervoso. Sperimentale. Anno **52.**
40. Meltzer, S. J., Inhibition. New-York. Mediz. Journal.
41. Zwardemaker, H. u. Lans, L. J., Über ein Stadium relativer Unerregbarkeit als Ursache des intermittierenden Charakters des Lidschlagreflexes. Centralbl. f. Physiol. **13**, 325. (92.)

1900.

42. Biedermann, W., Beiträge zur Kenntnis der Reflexfunktion des Rückenmarkes. Pflügers Arch. **80.**
43. Verworn, M., Zur Kenntnis der physiologischen Wirkungen des Strychnins. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 385. (58.)
44. — Zur Physiologie der nervösen Hemmungserscheinungen. Ebenda. Suppl.-Bd. 105—123. (54, 56.)
45. — Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Centra des Rückenmarkes. Ebenda 152—176. (83, 93, 103.)
46. — Das Neuron in Anatomie und Physiologie. 72. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. Jena (1.)
47. Baglioni, S., Der Atmungsmechanismus des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl.-Bd. 34—59 (17 folg.)
48. — Chemische Reizung des Grosshirns beim Frosche. Centralbl. f. Physiol. **14**, 97—99. (60.)
49. — Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Rückenmarkes (Physiologische Wirkung des Strychnins und der Karbolsäure.) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl.-Bd. 193—242. (58 folg., 65, 96 folg.)
50. v. Buttel-Reepen, H., Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig, sowie Biolog. Centralbl. **20.**
51. *Waller, A. D., On the excitability of nervous matter, with expecial reference to the retina. Brain. **23.**
2. Bottazzi, Fil. et Enriques, P., Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral des aplysies et de quelques céphalopodes. Arch. ital. de biol. **34.**

53. Pompilian, Automatisme des cellules nerveuses. C. R. d. l'Acad. d. sc. **130**. (39.)

54. Jacob, P. u. Bickel, A., Zur sensorischen Ataxie. Arch. f. (Anat. u.) Physiol.

55. Bickel, A., Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Fische. Arch. f. (Anat. u.) Physiol.

56. — Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Frosches. Ebenda.

57. Kohnstamm, O., Zur Theorie des Reflexes von hinteren Wurzeln auf hintere Wurzel. Centralbl. f. Physiol. **14**.

58. Merzbacher, L., Über die Beziehungen der Sinnesorgane zu den Reflexbewegungen des Frosches. Pflügers Arch. **81**.

59 *Hoche, A., Weitere Mitteilungen über elektrische Reizungsversuche am Rückenmark von Enthaupteten. Neurolog. Centralbl.

60. Berninzone, M. R., La corteccia cerebrale come organo di inibizione. Milano.

61. Bickel, A. u. Jacob, P., Über neue Beziehungen zwischen Hirnrinde und hinteren Rückenmarkswurzeln hinsichtlich der Bewegungsregulation beim Hunde. Ber. d. Preuss. Akad.

62. Rothmann, M., Über den Stensonschen Versuch. Arch. f. (Anat. u.) Physiol.

63. de Cyon, E., La résurrection de certaines fonctions cérébrales à l'aide d'une circulation artificielle du sang à travers les vaisseux intracraniens. C. R. d. l. soc. d. Biol.

64. Hill, L., On cerebral anaemia and the effects which follow ligation of the cerebral arteries. Proceed. Roy. Soc. **56**.

65. *Mendelssohn, M., Recherches sur les réflexes chez quelques invertébrés, contribution à la théorie générale des reflexes. XIII. congr. inter. de Med. Paris.

1901.

66. Mislawsky, Rôle des nerfs sensitifs du diaphragme dans la respiration. Arch. ital. de Biol. Compte rendu du Vème Congres internat. de Physiol. **29**, sowie Centralbl. f. Physiol. **15**. (38.)

67. Du Bois-Reymond, R. u. Katzenstein, F., Beobachtungen über die Coordination der Atembewegungen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 513. (38 folg.)

68. Jordan, H., Die Physiologie der Lokomotion bei Aplysia limacina. Zeitschr. f. Biol. **41**.

69. Bottazzi, Fil., Zur Physiologie der periösophagealen Ganglien von Aplysia limacina. Ebenda.

70. Bardeen, Ch. R., The function of the brain in Planaria maculata. Americ. Journ. of physiol. **5**.

71. Vitzou, A. N., Recherches expérimentales sur l'excitabilitè de la moëlle épiniére. C. R. d. l'acad. d. sc. **133**.

72. Bickel, A., Beiträge zur Gehirnphysiologie der Schildkröte. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 152, 496—498.

72a. Fano, G., Bemerkung zur vorangehenden Bickels Abhandlung. Ebenda, 495.

73. Merzbacher, Untersuchungen über die Regulation der Bewegungen der Wirbeltiere). Pflügers Arch. 88.

74. Baglioni, S., Di un particolar modo di gracidare della rana determinato da stimolazione chimica artificiale del cervello. Sperimentale, **54**.

— La Psiche e le funzioni del sistema nervoso centrale. Rivista di Filosofia etc. Anno II.

75. Filehne, Wilh., Zur Beeinflussung der Sinne, insbesondere des Farbensinnes, und der Reflexe durch Strychnin. Pflügers Arch. **83**, 369—396. (65.)

76. — Zur Beeinflussung der Rückenmarksreflexe durch Strychnin. Pflügers Arch. 88. (65.)

77. Beck, A., Die elektrischen Erscheinungen im Rückenmarke. Bull. de l'Acad. d. sc. de Cracovie. (112.)

1902.

78. Loeb, J., Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology. New-York. (48.)
79. Magnus, R., Die Bedeutung des Ganglions bei Ciona intestinalis. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, **15**. (48.)
80. Bethe. A., Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biolog. Centralbl. **22**.
80bis Hering, H. E., Die intracentralen Hemmungsvorgänge in ihrer Beziehung zur Skelettmuskulatur. Ergebnisse der Physiolog. Jahrg. 1. Abt. 2, 503—533. (1, 57.)
81. Fano, G., Contributo allo studio dei riflessi spinali. Memorie Acc. d. Lincei, Classe sc. fis. etc. Vol. **4**.
82. Pompilian, M., Recherches sur le propriétés fondamentales du système nerveux. C. R. d. la soc. d. Biol.
83. Ceni, C. et de Pastrowich, G., Adaptation de la cellule nerveuse à l'hyperactivité fonctionelle. Arch. ital. de Biol. **37**.
84. Babák, E., Über die Entwicklung der lokomotorischen Koordinationstätigkeit im Rückenmark des Frosches. Pflügers Arch. **93**.
85. *Löwenthal, M., Experiments on the conductivity of the spinal cord rendered anaemic by compression of the aorta. Brain **25**.
86. Du Bois-Reymond, R., Über das angebliche Gesetz der reziproken Innervation antagonistischer Muskeln. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl.-Bd.
87. Levy, A. G., A further research into fatigue of the cerebral nervous system when caused by electrical stimulation. Journ. of physiol. **28**.
88. Deronaux, J., La résistance des centres respiratoire et vasomoteurs à l'action de l'anémie aigue. Bull. de l'acad. d. Belg.
89. Sergi, S., L'azione del curaro sulle zone eccitabili del cervello della cavia. Arch. di Farmac. e Sc. affini. Anno I.
90. v. Baeyer, H., Zur Kenntnis des Stoffwechsels in den nervösen Centren. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **1**. (104.)
91. Winterstein, H., Zur Kenntnis der Narkose. Ebenda. (109 folg.)
91bis — Über die Wirkung der Wärme auf den Biotonus der Nervencentren. Ebenda. (93.)
92. Burdon-Sanderson, J. u. Buchanan, F., Ist der reflectorische Strychnintetanus durch eine sekundäre Erregung peripherer Nervenendigungen bedingt? Centralbl. f. Physiol. **16**. (85 folg.)
93. — The Jena researches on the spasm of strychnine. Journ. of Physiol. **28**. (85 folg.)
93bis Morgan, The reflexes connected with autotomy in the hermit-crab. Amer. Journ. of Physiol. **6**, 278. (26.)

1903.

94. Fröhlich, A., Beitrag zur Frage der Bedeutung des Centralganglions bei Ciona intestinalis. Pflügers Arch. **95**. (48.)
95. *Bickel, A., Untersuchungen über den Mechanismus der nervösen Bewegungsregulatoren. Stuttgart. Enke.
96. Fano, G., Contribution à l'étude des reflexes spinaux. Arch. ital. de Biol. **39**.
97. Langelaan, J. W., Beiträge zur Physiologie des Reflexapparates. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl.-Bd.
98. Charpentier, A. et Guilloz, Th., Action suspensive du corrant coutinu sur l'empoisonnement strycnique. C. R. d. la soc. d. Biol.
99. Hering, H. E., Inwiefern ist es möglich, die Physiologie von der Psychologie sprachlich zu trennen? Biol. Centralbl. **23**.
100. Lapinsky, M., Zur Frage der für die einzelnen Segmente der Extremitäten und der Muskelgruppen bestimmten Rückenmarkscentren beim Hunde. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl.-Bd.

101. Kron, J., Über die Hemmung der Reflexe nach halbseitiger Durchschneidung des Rückenmarks. Ebenda.

102. *Meltzer, S. J., The rôle of inhibition in the normal and in some of the pathological phenomena in life. Med. Record.

103. *Mc Dougall, The nature of inhibitory processes within the nervous system. Brain **26**.

104. Munk, H., Über die Folgen des Sensibilitätsverlustes der Extremität für deren Mobilität. Ber. d. Preuss. Akad.

105. Samaja, N., Le siège des convulsions épileptiformes toniques et cloniques. Travaux du laboratoire d. physiol. d. Genève **4**.

106. Bondy, O., Untersuchungen über die Sauerstoffaufspeicherung in den Nervencentren. Zeitschr. f. allg. Physiol. **2**, 180—190.

107. Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig. (5, 48 folg.)

108. Verworn, M., Die Biogenhypothese. Jena. (94, 109.)

109. Baglioni, S., Ein durch die Nn. phrenici vermittelter Atemreflex beim Kaninchen. Centralbl. f. Physiol. **16**, 649. (20, 37 folg.)

110. — Zur Genese der reflektorischen Tetani Zeitschr. f. allgem. Physiol. **2**, 556—562. (86.)

111. — Beziehungen zwischen physiologischer Wirkung und chemischer Konstitution. Studien über die Wirkung von Benzolderivaten auf das Centralnervensystem. Ebenda **3**, 313—358. (66, 98 folg.)

111bis Langley, J. N., Das sympathische und verwandte nervöse System der Wirbeltiere (autonomes nervöses System). Ergebnisse der Physiologie, Jahrg. II, Abt. 2, 818—871. (1, 71.)

1904.

112. Hanel, Elise, Ein Beitrag zur Psychologie der Regenwürmer. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **4**, 244—258.

113. Robertson, T. B., On the „sham-death"-reflex in spiders. Journ. of Physiol. **31**.

114. Bethe, A., Der heutige Stand der Neurontheorie. Deutsche med. Wochenschr.

115. — Die historische Entwicklung der Ganglienzellhypothese. Ergebn. d. Physiol. **3**. Abt. 2.

116. Filehne, W. u. Biberfeld, T., Über Motilitätsstörungen nach Kokaïnisierung verschiedener Rückenmarksstellen. Pflügers Arch. **105**.

117. Wintrebert, P., Sur l'existence d'une irritabilitè excito-motrice primitive, indépendante des voies nerveuses chez les embryons ciliés de batraciens. C. R. d. la soc. d. Biol.

118. — Sur la position des centres nerveux réflexes de la queue chez les larves d'anoures. Ebenda.

119. Toulouse, E. et Vurpas, C., Rapport entre l'intensité des reflexes et l'organisation nerveuse. C. R. de l'acad. d. sc. **138**.

120. Snyder, Ch. D., Locomotion in batrachoseps with severed nerve-cord. Biolog. Bullet. **7**.

121. Pari, G. A., Sull' allungamento riflesso dei muscoli dello scheletro. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **4**. (73 folg.)

122. — Sull' adattamento dell' eccitabilità dei centri nervosi e sui suoi rapporti colla legge di Weber. Ebenda. (73.)

123. — Sul rapporto tra l'intensità dello stimolo e l'altezza della contrazione riflessa. Atti dell' Istit. Ven. **63**, auch Arch. ital. de Biol. **42**. (73.)

124. — Sulla normale eccitabilità, sulla fatica e sul ristoro dei centri di riflessione del midollo spinale. Ebenda.

125. — Sulla tendenza delle oscillazioni automatiche dell' eccitabilità dei centri nervosi a sincronizzarsi cogli stimoli. Sperimentale.

126. Prevost, L. et Battelli, F., De la production des convulsions toniques et cloniques chez les différentes espèces animales. Travaux du laborat. d. phys. d. Géneve **5**.
127. Pawlow, J., Sur la sécrétion psychique des glandes salivaires (Phénomènes nerveux complexes dans le travail des glandes salivaires). Archives internat. de Physiol. Vol I. (29 folg.)
128. Scheven, U., Über die Wiederkehr der elektrischen Erregbarkeit des Gehirns nach temporärer Anämie. Arch. f. Psychiatrie **38**.
129. — Über den Einfluss der Anämie auf die Erregbarkeit der weissen Substanz des Centralnervensystems. Ebenda **39**.
130. Müller, Fr. u. Ott, A., Über die Möglichkeit der Wiederbelebung der Gehirncentren. Pflügers Arch. **103**.
131. Baglioni, S., Contributo alla fisiologia sperimentale dei movimenti riflessi: specificitá qualitativa degli stimoli e specificitá qualitativa dei riflessi. Archivio di Fisiologia. Vol. **1**, 575—585. (11 folg.)
132. — Physiologische Eigenschaften der sensiblen und der motorischen Rückenmarkselemente. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **4**, 113–126. (76 folg., 88 folg.)
133. — La Fisiologia del midollo spinale isolato. Ebenda 384—437. Über denselben Gegenstand auch: Rendiconti della R. Accademia dei Lincei, Classe sc. fis. etc. Vol. 13, auch Arch. ital. de Biol. **42**. (76, 104 folg., 111 folg.)
134. Edinger, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 1. Bd., 7. Aufl. Leipzig. (55.)
135. Zwardemaker, H., Sur une phase réfractaire du réflexe de deglutition. Arch. intern. de Physiol. Vol. **1**. (92.)

1905.

136. Pari, G. A. e Farini, A., Contributo alla conoscenza dell' innervazione dei muscoli antagonisti dello scheletro. Atti Istituto Ven. di Sc. etc. Tomo **64**.
137. Sergi, S., Sull' attività muscolare volontaria nella testudo graeca. Archivio di Farmac. sperim. e Sc. affini. Anno 4, Vol. 4. (40.)
138. — Il sistema nervoso centrale nei movimenti della testudo graeca. Ebenda. (40, 95.)
139. — Reflex and automatic excitability. Journal of Ment. Pathol. Vol. 7. (40.)
140. Sherrington, C. S., Über das Zusammenwirken der Rückenmarksreflexe und das Prinzip der gemeinsamen Strecke. Ergebnisse der Physiol. IV. Jahrg. (1, 24, 52, 55, 71 folg. 84. 117.)
141. v. Trzecieski, A., Zur Lehre von den Sehnenreflexen. Coordination der Bewegungen und zwiefache Muskelinnervation. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. (86 folg.)
142. Bordage, E., Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers arthropodes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tome **39**. Six. Serie — Huit. Vol. (28 folg.)
143. Philippson, M., L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux. Bruxelles. (24.)
144. Baglioni, S., Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Centralnervensystems. II. Untersuchungen an Eledone moschata und anderen Wirbellosen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **5**, 43—65. (65 folg., 102.)
145. — Über das Sauerstoffbedürfnis des Centralnervensystems bei Seetieren. Ebenda. (41. 70. 107 folg.)
146. — u. Curcio, S., Ricerche sperimentali sull' azione polare della corrente costante sui centri nervosi. Ebenda. (102 folg.)
147. — Sind die tätigen Ganglienzellen des Centralnervensystems der Sitz elektromotorischer Kräfte? Centralbl. f. Physiol. **19**, No. 11. (113 folg.)
148. — Das Sauerstoffbedürfnis der Organismen und der Organe. Die Umschau, IX. Jahrg.
149. Winterstein, H., Wärmelähmung und Narkose. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **5**, Heft 2, 323—349. (110 folg.)

150. Tschermak, A., Die Physiologie des Gehirns. Nagels Handbuch der Physiologie des Menschen **4**. Erste Hälfte. Braunschweig 1905, 1—204.

151. Langendorff, O., Physiologie des Rücken- und Kopfmarks.Ebenda, 207—392. (49.)

152. Luciani, Fisiologia dell' uomo. II. Ediz., Vol. III. Milano.

153. Beaunis, H. e Aducco, V., Elementi di Fisiologia umana. Vol. II. Torino.

1906.

154. Jappelli, G., La sincronizzazione dei movimenti respiratori con eccitamenti ritmici di nervi centripeti. Arch. di Fisiologia Vol. **3**, Fasc. 2. (43 folg., 92.)

155. Verworn, M., Die Vorgänge in den Elementen des Nervensystems. (Sammelreferat.) Zeitschr. f. allgem. Physiol. **6**. (1, 49 folg., 109.)

155a — Die cellularphysiologische Grundlage des Gedächtnisses. Ebenda. (63 folg.)

156. Winterstein, H., Zur Frage der Sauerstoffspeicherung. Centralbl. f. Physiol. **20**. No. 2. (106 folg.)

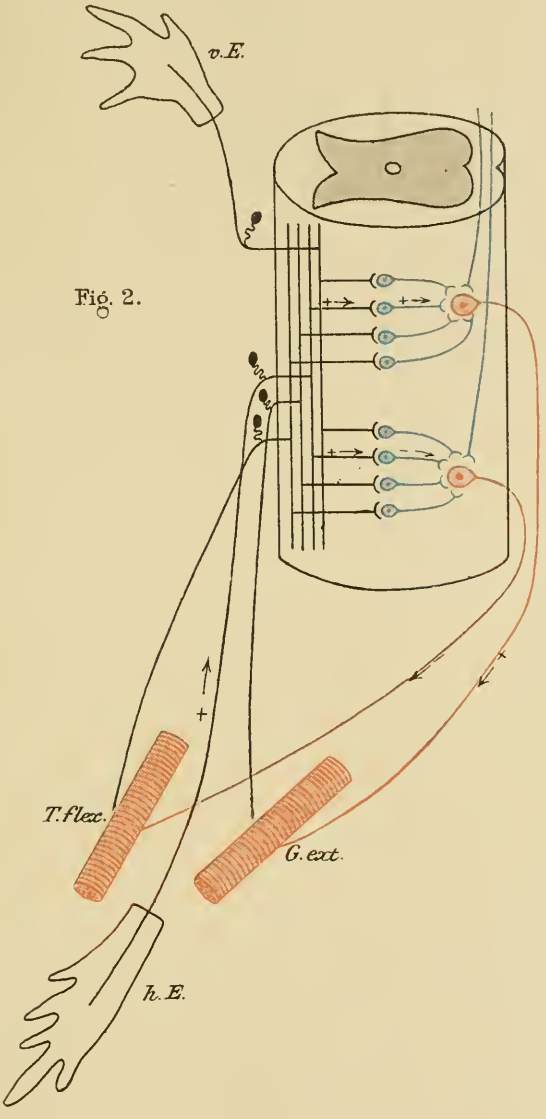
157. Sherrington, On Innervation of Antagonistic Muscles. Ninth Note. — Successive Spinal Induction. — Proceedings of The Roy. Society. Series B, Vol. **77**. (73.)

158. — Observations on the scratch-reflex in the spinal dog. Journal of physiology. Vol. **34**, 1—50. (92 folg.)

159. Pari, G. A., Ancora sul rapporto tra l'intensitá dello stimolo e l'altezza della contrazione riflessa. Atti Istit. Ven. Tomo **65**. (73 folg.)

160. Bethe, A., Vergleichende Untersuchungen über den Einfluss des Sauerstoffs auf die Reflexerregbarkeit. Festschrift für J. Rosenthal. Leipzig.

Fig. 2.



Schematische Darstellung eines Teiles des Reflexorganes des Frosches.

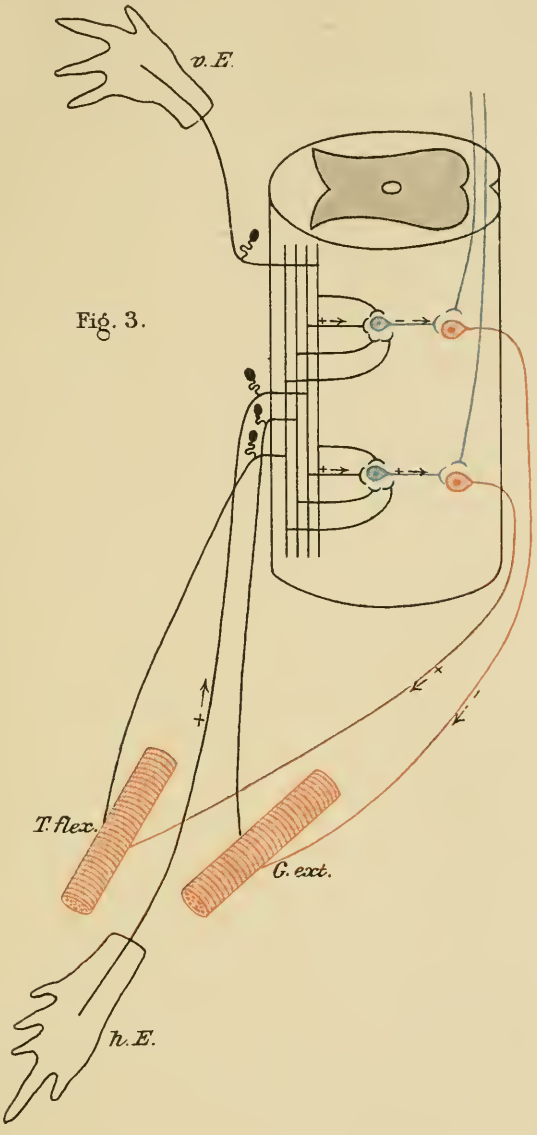
v. E. = vordere Extremität, *h. E.* = hintere Extremität, *T. flex.* = M. tibialis (flexor), *G. ext.* = M. Gastrocnemius (extensor).

Die Richtung der Pfeile zeigt den Verlauf der Erregungen für schwache mechanische Reizung der Fußsohle (+ bedeutet dissimilatorische Erregung, — Hemmung).

Schwarz = afferente Bahnen und Elemente.
Blau = intracentrale Bahnen und Elemente.
Rot = efferente (motorische) Bahnen und Elemente.

Siehe Erklärung im Text.

Fig. 3.



Schematische Darstellung eines Teiles des Reflexorganes des Frosches.

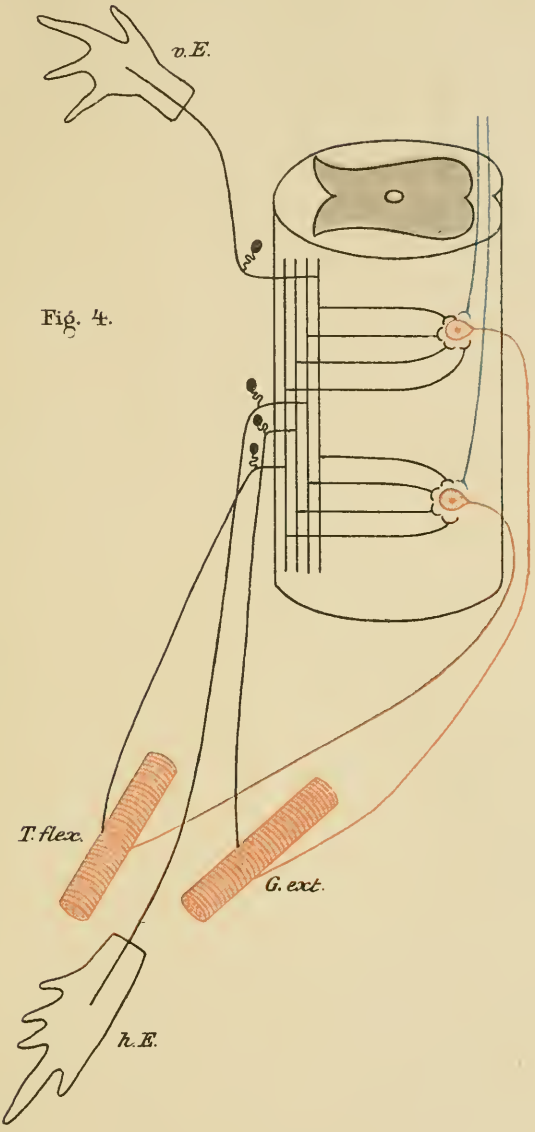
v. E. = vordere Extremität, *h. E.* = hintere Extremität, *T. flex.* = M. tibialis (flexor), *G. ext.* = M. Gastrocnemius (extensor).

Die Richtung der Pfeile zeigt den Verlauf der Erregungen für starke (schädliche) Reizung der Fußsohle (+ bedeutet dissimilatorische Erregung, — Hemmung).

Schwarz = afferente Bahnen und Elemente.
Blau = intracentrale Bahnen und Elemente.
Rot = efferente (motorische) Bahnen und Elemente.

Siehe Erklärung im Text.

Fig. 4.



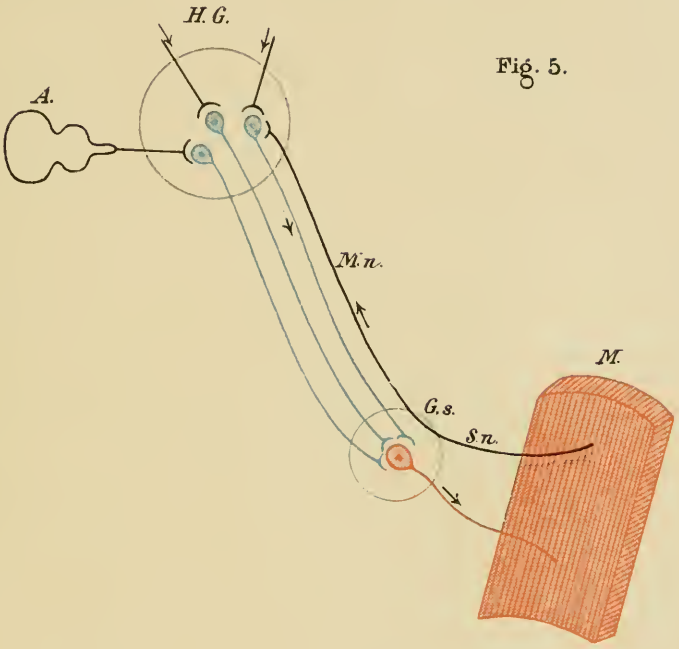
Schematische Darstellung eines Teiles des Reflexorganes des Frosches.

v. E. = vordere Extremität, *h. E.* = hintere Extremität, *T. flex.* = M. tibialis (flexor), *G. ext.* = M. Gastrocnemius (extensor).

Schwarz = afferente Bahnen und Elemente.
Blau = intracentrale Bahnen und Elemente.
Rot = efferente (motorische) Bahnen und Elemente.

Siehe Erklärung im Text.

Fig. 5.



Schematische Darstellung des Reflexorganes von Eledone moschata (Cephalopode).

A. = Auge, *H. G.* = Hauptganglien, *M. n.* = Mantelnerv, *G. s.* = Ganglion stellatum, *S. n.* = Stellarnerven, *M.* = ein Teil der Mantelmuskulatur.

Die Richtung der Pfeile zeigt den Verlauf der Erregungen.

Schwarz = afferente Bahnen.
Blau = intracentrale Elemente und Bahnen.
Rot = efferente (motorische) Elemente und Bahnen.

Die Elektrizität
in der
Medizin und Biologie.

Von

Prof. Dr. **H. Boruttau** in Göttingen.

Mit 127 Abbildungen im Text.

Mk. 6.—.

. . . In gedrängter Knappheit und doch klarer Darstellung hat der Autor es verstanden, den Stoff in einer bewunderungswerten Vollständigkeit wiederzugeben, so dass das vorliegende Buch in allen hierher gehörigen Fragen ausreichenden Aufschluss gibt. *Prager med. Wochenschrift.*

Methodik der chemischen und mikroskopischen Untersuchungen
am Krankenbette.

Von

Dr. **H. P. T. Oerum,** Privatdozent in Kopenhagen.

Mit 20 Abbildungen im Text und 9 Tafeln. — Geb. Mk. 3.60.

. . . Rühmend hervorzuheben sind die zahlreichen vortrefflichen Abbildungen und eine Reihe gut kolorierter Tafeln. . . .

. . . Oerums Methodik können wir nicht nur Ärzten sondern auch Studierenden in höheren Semestern bestens empfehlen. *Deutsche Med.-Zeitung.*

Die Anwendung des Lichtes in der Medizin
mit besonderer Berücksichtigung von
Professor Finsens Lebenswerk.

Von Dr. **Valdemar Bie** in Kopenhagen.

Übersetzt von Dr. **H. Schramm** in Kopenhagen.

Mit 22 Abbildungen im Text und einem Porträt von Professor Finsen.

Mk. 2.40.

Es dürfte sich kaum irgendwo so kurz und klar eine Zusammenstellung alles Wissenswerten über die bezeichneten Abschnitte finden.

Das Buch ist ein kleines, aber würdiges Denkmal, das ein tüchtiger Schüler einem genialen Meister gesetzt hat. *v. Düring (Kiel) i. d. Medizin. Klinik.*

Die Fettleibigkeit (Korpulenz)
und ihre Behandlung
nach physiologischen Grundsätzen.

Von

Dr. **Wihelm Ebstein,**

Geheimer Medizinalrat, O. Ö. Professor der Medizin und Direktor der medizinischen Klinik und Poliklinik in Göttingen.

Achte, sehr vermehrte Auflage.

Preis M. 3.60, geb. M. 4.60.

Soeben erschienen:

Die allgemeine Pathologie.

Ein Hand- und Lehrbuch für Ärzte und Studierende.

Von

Professor **Dr. O. Lubarsch** in Zwickau.

I. Band. I. Abteilung.

Mit 72 Abbildungen in Text und 5 Tafeln. — Mk. 7.—.

. . . . Vorliegendes Werk stellt in Wahrheit ein dringendes Bedürfnis dar, dem Arzte wie dem Studierenden in gleicher Weise unentbehrlich.

. . . . Nirgends in einem Lehrbuch allgemeiner Natur wird man sich schneller belehren können als in diesem Handbuch, wobei dem Wissbegierigen zahlreiche Literaturangaben tieferes Studium wesentlich erleichtern. — Das Werk soll in einzelnen, abgeschlossenen Abteilungen erscheinen und in etwa 2 Jahren vollendet sein. — Der Bergmannsche Verlag zeichnet sich seit langem durch schöne Ausstattung und Billigkeit seiner Bücher aus. Auch diese beiden Eigenschaften sind lobens- und dankenswert bei diesem Bande hervorzuheben, sein Preis von 7 Mk. ist, man möchte sagen, „lächerlich gering". *Westenhoeffer i. d. Fortschritten der Medizin.*

. . . . Ein Hand- und Lehrbuch nennt Lubarsch seine allgemeine Pathologie, deren erste Abteilung des ersten Bandes bis jetzt vorliegt. Zweifellos ein dankenswertes Unternehmen, zu dessen Ausführung Verfasser wie wenige andere berufen ist. Das Werk soll eine in diesem Umfange bisher nicht vorhandene ausführliche und übersichtliche Darstellung der allgemeinen Pathologie bringen und den Studierenden, Arzt und Fachmann über alle wichtigen Fragen eingehend orientieren. Diese Absicht wird, wie aus dem fertigen Teile hervorgeht, unzweifelhaft voll und ganz erreicht werden. *Ribbert i. d. Deutschen med. Wochenschrift.*

Immunität und Disposition

und ihre

experimentellen Grundlagen.

Von

Dr. Martin Jacoby,

Privatdozent an der Universität Heidelberg.

Mit zwei Kurven und fünf Abbildungen im Text.

Preis: Mk. 4.60.

Dem auf dem Gebiete der Lehre von den Enzymen (Autolyse) und Toxinen viel erfahrenen Forscher ist es geglückt, auf 137 Seiten, denen sich eine Zusammenfassung des wesentlichen Inhalts der 25 Kapitel und ein Sachregister anschliesst, in knappster Form, aber erschöpfend und fesselnd, die Entwickelung und den Stand unserer Kenntnisse und Anschauungen über Immunität und Disposition zu schildern und durch scharfe Kritik dem Leser ein wertvolles, nach allen Richtungen hin gut durchdachtes und durcharbeitetes Buch zu bieten. *Therapie der Gegenwart.*

Mikroskopie der Harnsedimente.

Von

Dr. Albert Daiber,

Stuttgart.

Zweite umgearbeitete und vermehrte Auflage.

Mit 130 Abbildungen auf 65 Tafeln. — Preis M. 12.60.

Physiologische Untersuchungen

über das

Endorgan des Nervus Octavus.

Von

Dr. Richard Ewald,

Professor E. O. an der Universität Strassburg.

Mit 66 in den Text gedruckten Holzschnitten, 4 lithographirten Tafeln und einem Stereoskopbilde.

Preis: M. 18.—.

„Ein grosser Teil des Buches ist der genauen Beschreibung der fein ausgearbeiteten Methoden gewidmet, welche zur Exstirpation des Labyrinthes, zur Ausschaltung der Funktion jedes einzelnen Bogenganges und zur Betätigung derselben teils durch Nachahmung des normalen physiologischen Erregungsvorganges, teils durch sorgfältig lokalisierte Einwirkung des elektrischen und anderer allgemeiner Nervenreize dienen. Nicht nur die unmittelbar bei dem Gegenstande der Untersuchung interessierten Physiologen und Ohrenärzte, sondern auch jeder, der sich überhaupt mit experimenteller Forschung subtilerer Art beschäftigt, wird aus Ewald's durch vorzügliche Abbildungen erläuterter Beschreibung seiner Methoden und der geistvoll erdachten Instrumente und Apparate eine Fülle von Anregung und Förderung schöpfen. —"

Zuntz i. d. „Fortschritten der Medizin".

„Nous nous bornerons aujourd'hui à dire, que nous ne connaissons pas d'ouvrage scientifique, où les expéreriences, aussi ingénieuses que nombreuses sont plus méthodiquement exécutées et plus capables d'établir fermement plusieurs des conclusions de l'auteur."

Broun-Séquard in „Archives de Physiologie normale et pathologique".

Experimentelle Untersuchungen

über das

Corpus trapezoides

und den

Hörnerven der Katze.

Von

Professor **Dr. A. Bumm.**

Mit 24 Abbildungen und 2 Tafeln.

Preis in Mappe Mk. 10.60.

Mit diesem Werke hat Bumm sein anatomisches Meisterstück geliefert, in dem er in unübertrefflicher Weise eines der schwierigsten und strittigsten Probleme der Hirnforschung zur Klärung brachte.

Prof. Specht (Erlangen) in Münch. med. Wochenschrift.

Verlag von J. F. BERGMANN in Wiesbaden.

Ergebnisse der Physiologie.

Bearbeitet von

Olof Hammarsten, Upsala; W. D. Halliburton, London; A. Noll, Jena; Paul Th. Müller, Graz; A. Heffter, Bern; P. Morawitz, Marburg; H. Zwaardemaker, Utrecht; R. Tigerstedt, Helsingfors; A. Tschermak, Halle a. S.; K. Wessely, Berlin; H. Fitting, Tübingen; O. Langendorff, Rostock; C. S. Sherrington, Liverpool; Leo Langstein, Berlin.

Herausgegeben von

L. Asher, Bern und **K. Spiro,** Strassburg i. E.

Vierter Jahrgang.

I. und II. Abteilung:

Biochemie, Biophysik und Psychophysik.

Mit 49 Abbildungen im Text.

Preis Mk. 25.60.

Auszug aus dem Inhaltsverzeichnis.

I. Abteilung: **Biochemie.**

I. **Zur Chemie der Galle.** Von O. Hammarsten, Upsala.

II. **Die Biochemie der peripheren Nerven.** Von W. D. Halliburton, London.

III. **Die Sekretion der Drüsenzelle.** Von A. Noll, Jena.

IV. **Die allgemeinen Lebensbedingungen der Mikroorganismen.** Von P. Th. Müller, Graz.

V. **Die Ausscheidung körperfremder Substanzen im Harn.** Von A. Heffter, Bern.

VI. **Die Chemie der Blutgerinnung.** Von P. Morawitz, Marburg.

II. Abteilung: **Biophysik und Psychophysik.**

VII. **Die physiologisch wahrnehmbaren Energiewanderungen.** Von H. Zwaardemaker, Utrecht.

VIII. **Die Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien.** Von R. Tigerstedt, Helsingfors.

IX. **Über die Grundlagen der optischen Lokalisation nach Höhe und Breite.** Von A. Tschermak, Halle.

X. **Der Flüssigkeits- und Stoffwechsel des Auges mit besonderer Berücksichtigung seiner Beziehungen zu allgemein-physiologischen und biologischen Fragen.** Von K. Wessely, Berlin. Mit vier Abbildungen im Text.

XI. **Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen.** Von H. Fitting, Tübingen. Mit zehn Abbildungen im Text.

XII. **Neuere Untersuchungen über die Ursache des Herzschlags.** Von O. Langendorff, Rostock.

XIII. **Über das Zusammenwirken der Rückenmarksreflexe und das Prinzip der gemeinsamen Strecke.** Von C. S. Sherrington, Liverpool. Mit sechs Abbildungen im Text.

XIV. **Die Energiebilanz des Säuglings.** Von L. Langstein, Berlin.

Handatlas

der

Sensiblen und Motorischen Gebiete

der

Hirn- und Rückenmarksnerven.

Von

Prof. Dr. C. Hasse,

Geh. Med.-Rat und Direktor der Kgl. Akademie zu Breslau.

Mit 36 Tafeln. — Preis: geb. M. 12.60.

. . . . . Auf 36 farbigen Tafeln gibt der Verfasser, dessen Name für die Genauigkeit der Darstellung volle Gewähr bietet, sehr übersichtliche und deutliche Bilder, welche die Ausbreitung der einzelnen sensiblen Nerven an der Hautoberfläche und den inneren Teilen, sowie die Verteilung der motorischen Nerven in die einzelnen Muskeln zur Anschauung bringen. Auch die Eintrittsstelle der Nerven in die Haut resp. in die Muskeln ist durch besondere Zeichen kenntlich gemacht. Besonders dankenswert sind die Tafeln, welche die sensible Innervation der Gelenkflächen verzeichnen. Mehrere Tafeln sind auch der Verteilung der motorischen und sensorischen Centren an der Gehirnoberfläche gewidmet.

. . . . . Ref. zweifelt übrigens nicht, dass der Hasse'sche Atlas auch in seiner jetzigen schönen und zweckmäfsigen Ausstattung sich bald bei den Nervenärzten und in den Kliniken einbürgern und sich oft als wertvolles Hilfsmittel bei der Krankenuntersuchung erweisen wird.

Strümpell in der Deutschen Zeitschrift für Nervenheilkunde.

Die infectiös-eiterigen Erkrankungen

des

Gehirns und Rückenmarks

Meningitis, Hirnabscess, Infectiöse Sinusthrombose.

Von

William Macewen, M. D.

Autorisirte deutsche Uebersetzung von

Dr. **Paul Rudloff,**

Ohrenarzt in Wiesbaden.

Mit zahlreichen Abbildungen. — Preis: M. 6.—.

Auszug aus dem Inhaltsverzeichniss:

Kap. I. **Chirurgische Anatomie.** — **Das Schläfenbein.** — Kap. II. **Pathologie des Hirnabscesses und der Meningitis.** — Kap. III. **Symptome des Hirnabscesses.** — Kap. IV. **Thrombose der intracraniellen Blutleiter.** — Kap. V. **Behandlung.** — Kap. VI. **Resultate.**

Auszug aus Besprechungen:

. . . . There is no book recently issued from the British press more deserving of a world-wide circulation than Professor Macewen's great work upon the infective purulent diseases of the brain and spinal cord. Our readers will be pleased to know that a length an authorised German edition containing all the original illustrations has been published by Dr. Rudloff of Wiesbaden. . . . .

Review from Glasgow Medical-Journal.

. . . . Dem Übersetzer sind wir zu Dank verpflichtet, dass er das Werk, welches einen selten grossen Erfahrungsschatz auf dem Gebiet der Behandlung intrakranieller Eiterungen birgt, einem grösseren deutschen Leserkreis erschlossen hat.

Centralblatt f. innere Medicin.

R. hat sich durch Verdeutschung des originalen und originellen Werkes unstreitig den Dank der deutschen Chirurgen gesichert.

Monatsschrift f. Unfallheilkunde.

Die psychischen Zwangserscheinungen.

Auf klinischer Grundlage dargestellt

von

Dr. L. Loewenfeld in München.

— **Preis Mk. 13.60.** —

Auszug aus dem Inhaltsverzeichnis:

1. Kapitel. **Geschichtliches.**
2. Kapitel. **Definition der Zwangserscheinungen.**
3. Kapitel. **Einteilung der Zwangserscheinungen.**
4. Kapitel. **Zwangserscheinungen der intellektuellen Sphäre.**
   - A. Selbständige Zwangsvorstellungen.
   - B. Associative Zwangstendenzen (Zwangssuchten).
   - C. Mechanismus der Zwangsvorstellungen.
     - I. Zwangsursachen der Zwangsvorstellungen von konstantem Inhalte.
     - II. Die Zwangsursachen der associativen Zwangstendenzen. — Die Theorien Freuds, Friedmanns und Janets.
5. Kapitel. **Zwangserscheinungen der emotionellen Sphäre.**
6. Kapitel. **Zwangserscheinungen der motorischen Sphäre.**
   - A. Zwangsbewegungen und Zwangshandlungen.
   - B. Zwangshemmungen.
7. Kapitel. **Anfälle von Zwangserscheinungen.**
8. Kapitel. **Ätiologie.**
9. Kapitel. **Nosologie.**
10. Kapitel. **Verlauf und Prognose.**
11. Kapitel. **Die forense Beurteilung der Zwangsvorstellungen (Impulse).**
12. Kapitel. **Prophylaxe und Therapie.**

Handbuch

der

Embryologischen Technik.

Von

Dr. med. Paul Röthig,

früher Assistent am Anatom.-Biol. Institut Berlin.

Mit 34 Abbildungen im Text.

Mk. 10.60.

Leitfaden

in das

Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere.

Von **J. v. Uexküll** in Heidelberg.

Mit 15 Abbildungen im Text. — Preis: Mk. 4.—.

Ein Buch, das noch nicht geschrieben wurde, denn die Wissenschaft, in die es einführen will, wird nicht von Kathedern gelehrt, sondern bildet das spezielle Arbeitsgebiet vereinzelter Forscher.

Auch J. v. Uexküll hat die Erfahrungen und Erkenntnisse, die er vorträgt, lediglich selbst gesammelt, teils auf der zoologischen Station von Neapel, teils während seiner Arbeitszeit am Heidelberger physiologischen Institut. Darum verrät sein Werk auch auf den ersten Blick den selbstständigen Denker, dem Schulmeinungen fremd sind und der sich nicht etwa begnügt, alte Probleme mit neuen Methoden anzugreifen, sondern der direkt neue Probleme erkennt und erforscht.

Es ist der Zweck des Buches, diese neuen Probleme, wie sie sich demjenigen, der das Leben der Tiere, speziell der Wassertiere, beobachtet, auf Schritt und Tritt entgegenstellen, in Kürze zu skizzieren und die Methodik der Lösung jener Fragen einzuführen. Dementsprechend gliedert es sich in drei Teile: zunächst werden die Probleme der Biologie, hierauf die Methoden (Registrierung, Betäubung, Fesselung, Reizung, Operation) und schliesslich die Anwendung derselben auf die verschiedenen Klassen und Ordnungen der Seetiere besprochen.

. . . . Es kann hier nicht in Einzelheiten eingegangen werden, zumal die Darstellung zu knapp ist, dass man das Buch beinahe abschreiben müsste, wenn man es vollständig referieren wollte. Gerade um dieser Knappheit willen ist aber die Lektüre ungemein fesselnd und nicht nur dem Anfänger, sondern vor allem dem selbstständigen Forscher zu empfehlen, weil man fast in jedem Satze einem originellen Gedanken begegnet. *Wiener klin. Wochenschrift.*

Einführung

in die

Experimentelle Entwickelungsgeschichte

(Entwickelungsmechanik).

Von

Dr. Otto Maas,

a. o. Professor an der Universität München.

Mit 135 Figuren im Text. — Preis Mk. 7.—.

Leider etwas verspätet gelangen wir dazu, ein Werk zu besprechen, dessen Erscheinen nicht nur für die Vertreter der Entwickelungsgeschichte, sondern auch für die Pathologen wertvoll gewesen ist. In wenigen Jahren hat sich die von W. Roux inaugurierte, durch Weismann, die Brüder Hertwig, Driesch, Herbst u. a. geförderte neue Wissenschaft der Entwickelungsmechanik zu einem stattlichen Bau entwickelt. Eine Fülle interessanter Tatsachen ist festgestellt, zahlreiche neue überraschende Gesichtspunkte sind durch planmässiges Vorgehen gewonnen worden. Die gesamte Biologie hat für die Bewertung physikalisch-chemischer Einflüsse auf die Zelle einerseits, der noch — und vielleicht immer — unerklärlichen vitalen Reaktionen anderseits, wesentliche Förderung erfahren. . . . .

. . . . Hier wie bei den früheren Hauptkapiteln würde es zu weit führen, alle berührten Fragen auch nur zu erwähnen. Aber wir glauben schon durch den Hinweis auf die Grundanschauung und einzelne Ergebnisse des Maasschen Werkes seinen Wert einigermassen erwiesen zu haben. Die Bedeutung der Entwickelungsmechanik für Biologie und Pathologie wird durch diesen Grundriss in so klarer und einleuchtender Form dargestellt, dass wir demselben nur die weiteste Verbreitung wünschen können. Möchte er auch in pathologischen Laboratorien das teratologische Experiment weiterhin einführen helfen.

Beneke (Königsberg). Centralblatt f. allgem. Pathologie.

Die

Natur und Behandlung der Gicht.

Von Geheimrat Prof. Dr. **W. Ebstein** in Göttingen.

Zweite stark vermehrte Auflage mit zahlreichen Textabbildungen.

Preis Mk. 10.60. Gebunden Mk. 12.20.

Über Augenerkrankungen sexuellen Ursprunges bei Frauen.

Von

Dr. Emil Berger,
Ausländ. korr. Mitglied der kgl. belgischen und kgl. spanischen Akademie der Medizin.

und

Dr. Robert Lœwy,
Chef-Adjoint der Universitätsklinik für Gynäkologie in Paris.

Deutsche, zum Teile neubearbeitete Ausgabe.

Übersetzt von **Dr. Beatrice Rossbach,**
Frauenärztin in Madison (Vereinigte Staaten).

Preis Mk. 4.—.

Die Krankheiten des Magens und ihre Behandlung.

Klinische Vorträge für Studierende und Ärzte

von **Dr. Louis Bourget,**
Professor und Direktor der medizinischen Universitätsklinik in Lausanne.

Mit 2 Tafeln, Abbildungen im Text und Tabellen.

Preis Mk. 4.60.

Grundriss der

Medikamentösen Therapie der Magen- und Darmkrankheiten

einschliesslich Grundzüge der Diagnostik.

Zweite durch Einfügung der speziellen Diätetik der Magen- u. Darmkrankheiten vermehrte Ausgabe.

Für praktische Ärzte bearbeitet

von **Dr. P. Rodari,**
prakt. Arzt und Spezialarzt für Krankheiten der Verdauungsorgane in Zürich.

Preis Mk. 4.80.

Über die

Art und Wirkung der auslösenden Kräfte

in der Natur.

Eine physikalisch-biologische Studie

von

Dr. R. Sleeswijk,
Nervenarzt in Bloemendaal (Holland).

Mit 8 Abbildungen. — Preis: Mk. 3.—

Vorlesungen

über die

Pathologische Anatomie des Rückenmarks.

Unter Mitwirkung von

Dr. Siegfried Sacki, Nervenarzt in München

herausgegeben von

Prof. Dr. **Hans Schmaus,** München.

Mit 187 teilweise farbigen Textabbildungen.

Preis Mk. 16.—

. . . . Die Vorlesungen von Schmaus über die pathologische Anatomie des Rückenmarkes sind das erste und einzige jetzt existierende Werk, in welchem die verschiedenen Krankheiten dieses Organes auf Grund streng anatomischer Forschung in zusammenhängender Form bearbeitet sind. . . . .

. . . . Die zahlreichen, nach Originalpräparaten des Verfassers hergestellten vortrefflichen Abbildungen tragen wesentlich zum leichteren Verständnis des überaus klar und anregend geschriebenen Textes bei. . . . .

. . . . Schmaus, welcher gerade in der Erforschung der pathologischen Anatomie des Nervensystems schon Hervorragendes geleistet hat, hat sich durch die Herausgabe des vorliegenden Werkes ein grosses Verdienst und damit gewiss auch den Dank nicht nur aller Fachgenossen, sondern auch der Kliniker und Ärzte erworben; denn tatsächlich wird durch das ausgezeichnete Werk eine empfindliche Lücke in der medizinischen Literatur endlich ausgefüllt. *Professor Hauser i. d. Münchener med. Wochenschrift.*

Die Leitungsbahnen

des

Gehirns und des Rückenmarks,

nebst

vollständiger Darlegung des Verlaufes und der Verzweigung der Hirn- und Rückenmarksnerven.

Von

Dr. **Rudolf Glaessner,** Prag.

Mit 7 farbigen Tafeln. Mk. 3.—

Volksheilstätten für Nervenkranke.

Ihre Notwendigkeit, Einrichtung und Ausführung.

Von

Dr. Determann,

St. Blasien.

Preis: Mk. 1.—.

Verlag von J. F. BERGMANN in Wiesbaden.

Die

Blutgefässe des Rückenmarks.

Untersuchungen über ihre vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte.

Von

Dr. Giuseppe Sterzi,

Prosektor an der Universität Padua.

Mit 39 Abbildungen auf den Tafeln I—IV und 37 Figuren im Texte.

Inhalts-Verzeichnis:

Einleitung.

I. Teil.

Kap. I. **Cyclostomata.** Petromyzon marinus. Schlussfolgerungen.

Kap. II. **Pisces.** § 1. Elasmobranchii. Acanthias vulgaris. Mustelus laevis. Scyllium canicula. Torpedo marmorata. Torpedo narce. Raja miraletus. Raja clavata. Trygon pastinaca. Betrachtungen. § 2. Ganoidei. Acipenser sturio. Betrachtungen. § 3. Teleostei. Anguilla vulgaris. Congomuraena balearica. Belone vulgaris. Esox lucius. Betrachtungen. Schlussfolgerungen.

Kap. III. **Amphibia.** § 1. Amphibia urodela. Triton cristatus. Salamandra maculosa. Betrachtungen. § 2. Amphibia anura. Rana esculenta. Rana fusca. Bufo vulgaris. Betrachtungen. Schlussfolgerungen.

Kap. IV. **Reptilia.** § 1. Sauria. Lacerta viridis. Lacerta muralis. Notopholis Fitzingeri. Varanus arenarius. Varanus niloticus. Scincus officinalis. Seps chalcides. Anguis fragilis. Stellio vulgaris. Ascalabotes fascicularis. Chamaeleo vulgaris. Betrachtungen. § 2. Ophidia. Tropidonotus natrix. Tropidonotus tessellatus. Zamenis atrovirens. Python molurus. Betrachtungen. § 3. Chelonia. Emys lutaria. Testudo graeca. Thalassochelys corticata. Betrachtungen. § 4. Crocodilia. Alligator mississippiensis. Betrachtungen. Schlussfolgerungen.

Kap. V. **Aves.** Gallus domesticus. Anas domestica. Numida meleagris. Columba livia domestica. Athene noctua. Astur palumbarius. Schlussfolgerungen.

Kap. VI. **Mammalia.** § 1. Perissodactyla. Equus caballus. Betrachtungen. § 2. Artiodactyla. Bos taurus. § 3. Rodentia. Lepus cuniculus. Cavia cobaya. Mus decumanus. Betrachtungen. § 4. Insectivora. Erinaceus europaeus. Talpa europaea. Betrachtungen. § 5. Carnivora. Canis familiaris. Felis domestica. Betrachtungen. § 6. Chiroptera. Rhinolophus ferrum-equinum. Rhinolophus hippocrepis. Vespertilio murinus. Betrachtungen. § 7. Homo. Schlussfolgerungen. Allgemeine Betrachtungen.

II. Teil.

Kap. I. **Pisces.** Acanthias vulgaris. Mustelus laevus. Torpedo marmorata. Schlussfolgerungen.

Kap. II. **Amphibia.** § 1. Amphibia urodela. Triton cristatus. Betrachtungen. § 2. Amphibia anura. Rana esculenta. Betrachtungen.

Kap. III. **Reptilia.** § 1. Sauria. Lacerta muralis. Betrachtungen. § 2. Chelonia. Testudo graeca. Betrachtungen.

Kap. IV. **Aves.** Gallus domesticus. Schlussfolgerungen.

Kap. V. **Mammalia.** Ovis aries. Schlussfolgerungen. Allgemeine Schlussbetrachtungen. Litteraturverzeichnis. Erklärung der Abbildungen.

Grenzfragen

des

Nerven- und Seelenlebens.

Im Vereine mit hervorragenden Fachmännern des In- und Auslandes

herausgegeben von

Dr. L. Löwenfeld in München und **Dr. H. Kurella** in Ahrweiler.

---

1. **Somnambulismus und Spiritismus.** Von Dr. med. Löwenfeld in München. M. 1.—
2. **Funktionelle und organische Nervenkrankheiten.** Von Prof. Dr. H. Obersteiner in Wien. M. 1.—
3. **Über Entartung.** Von Dr. P. J. Möbius in Leipzig. M. 1.—
4. **Die normalen Schwankungen der Seelentätigkeiten.** Von Dr. J. Finzi in Florenz, übersetzt von Dr. E. Jentsch in Breslau. M. 1.—
5. **Abnorme Charaktere.** Von Dr. J. L. A. Koch in Cannstatt. M. 1.—

6./7. **Wahnideen im Völkerleben.** Von Dr. M. Friedmann in Mannheim. M. 2.—

8. **Über den Traum.** Von Dr. S. Freud in Wien. M. 1.—
9. **Das Selbstbewusstsein, Empfindung und Gefühl.** Von Prof. Dr. Th. Lipps in München. M. 1.—
10. **Muskelfunktion und Bewusstsein.** Eine Studie zum Mechanismus der Wahrnehmungen. Von Dr. E. Storch in Breslau. M. 1.20
11. **Die Grosshirnrinde als Organ der Seele.** Von Prof. Dr. Adamkiewicz in Wien. M. 2.—
12. **Wirtschaft und Mode.** Von W. Sombart, Breslau. M. —.80
13. **Der Zusammenhang von Leib und Seele das Grundproblem der Psychologie.** Von Prof. W. Schuppe in Greifswald. M. 1.60
14. **Die Freiheit des Willens vom Standpunkte der Psychopathologie.** Von Professor Dr. A. Hoche in Strassburg. M. 1.—
15. **Die Laune.** Eine ärztlich-psychologische Studie. Von Dr. Ernst Jentsch in Breslau. M. 1.20
16. **Die Energie des lebenden Organismus und ihre psycho-biologische Bedeutung.** Von Prof. Dr. W. v. Bechterew in St. Petersburg. M. 3.—
17. **Über das Pathologische bei Nietzsche.** Von Dr. med. P. J. Möbius, Leipzig. M. 2.80
18. **Über die sogen. Moral insanity.** Von Med.-Rat Dr. Naecke in Hubertusburg. M. 1.60
19. **Sadismus und Masochismus.** Von Geh. Med.-Rat Prof. Dr. A. Eulenburg in Berlin. M. 2.—
20. **Sinnesgenüsse und Kunstgenuss.** Von Prof. Karl Lange in Kopenhagen. Nach seinem Tode herausgegeben von Dr. Hans Kurella in Breslau. M. 2.—
21. **Über die geniale Geistestätigkeit** mit besonderer Berücksichtigung des Genies für bildende Kunst. Von Dr. L. Löwenfeld in München. M. 2.80
22. **Psychiatrie und Dichtkunst.** Von Dr. G. Wolff in Basel. M. 1.—
23. **„Bewusstsein — Gefühl".** Eine psycho-physiologische Untersuchung. Von Prof. Dr. Oppenheimer, Heidelberg. M. 1.80
24. **Studien zur Psychologie des Pessimismus.** Von Dr. A. Kowalewski in Königsberg (O.-P.). M. 2.80
25. **Der Einfluss des Alkohols auf das Nerven- und Seelenleben.** Von Dr. E. Hirt in München. M. 1.60

Fortsetzung umstehend!

Grenzfragen

des

Nerven- und Seelenlebens.

Im Vereine mit hervorragenden Fachmännern des In- und Auslandes

herausgegeben von

Dr. L. Löwenfeld in München und **Dr. H. Kurella** in Ahrweiler.

Heft 1—25 siehe umstehend.

26. **Berufswahl und Nervenleiden.** Von Prof. Dr. A. Hoffmann in Düsseldorf. M. —.80
27. **Individuelle Geistesartung und Geistesstörung.** Von Direktor Dr. Th. Tiling, St. Petersburg. M. 1.60
28. **Hypnose und Kunst.** Von Dr. L. Löwenfeld in München. M. —.80
29. **Musik und Nerven.** I. Naturgeschichte des Tonsinnes. Von Dr. Ernst Jentsch in Breslau. M. 1.—
30. **Übung und Gedächtnis.** Eine physiol. Studie. Von Dr. Semi Meyer in Danzig. M. 1.30
31. **Der Fall Otto Weininger.** Eine psychiatrische Studie. Von Dr. Ferd. Probst in München. M. 1.—
32. **Die Frau in der Kulturbewegung der Gegenwart.** Von Dr. Gertrud Bäumer, Berlin. Mit einem Vorwort von Dr. Löwenfeld. M. 1.30
33. **Psychiatrie und Pädagogik.** Von Dr. Georg Wanke in Friedrichroda. M. —80
34. **Trunksucht und Temperenz in den Vereinigten Staaten.** Studien und Eindrücke von Dr. B. Laquer in Wiesbaden. M. 1.50
35. **Über das Bewusstsein,** seine Anomalien und ihre forensische Bedeutung. Von Dr. med. L. M. Kötscher in Hubertusburg. M. 2.40
36. **Gehirn und Sprache.** Von Dozent Dr. Heinr. Sachs in Breslau. M. 3.—
37. **Zur vergleichenden Psychologie der verschiedenen Sinnesqualitäten.** Von Prof. H. Obersteiner in Wien. M. 1.60
38. **Über die geistige Arbeitskraft und ihre Hygiene.** Von Dr. L. Loewenfeld in München. M. 1.40
39. **Die Bedeutung der Suggestion im sozialen Leben.** Von Professor Dr. W. v. Bechterew in St. Petersburg. M. 3.—
40. **Die Temperamente,** ihr Wesen, ihre Bedeutung für das seelische Erleben und ihre besonderen Gestaltungen. Von Dr. E. Hirt in München. M. 1.30
41. **Nervenleben und Weltanschauung.** Ihre Wechselbeziehungen im deutschen Leben von heute. Von Dr. Willy Hellpach in Karlsruhe. M. 2.—
42. **Alkohol und Kriminalität.** In allen ihren Beziehungen. Von Dr. Hugo Hoppe in Königsberg. M. 4.—
43. **Die individuelle und die soziale Seite des seelischen Lebens.** Von Dr. Chr. D. Pflaum in Rom. M. 1.60
44. **Gehirn und Kultur.** Von Dr. Georg Buschan. M. 1.60
45. **Die Persönlichkeit und die Bedingungen ihrer Entwicklung und Gesundheit.** Von Dr. W. v. Bechterew, Professor in St. Petersburg. M. 1.—
46. **Rechtsschutz und Verbrecherbehandlung.** Ärztlich-naturwissenschaftliche Ausblicke auf die zukünftige Kriminalpolitik. Von Dr. Emil Lobedank, Stabsarzt in Hann.-Münden. M. 2.40
47. **Der Schmerz.** Eine Untersuchung der psychologischen und physiologischen Bedingungen des Schmerzvorganges. Von Dr. Semi Meyer in Danzig. M. 2.—

Druck von Carl Ritter in Wiesbaden.

9795

COLUMBIA UNIVERSITY LIBRARIES

This book is due on the date indicated below, or at the expiration of a definite period after the date of borrowing, as provided by the library rules or by special arrangement with the Librarian in charge.

DATE BORROWED	DATE DUE	DATE BORROWED	DATE DUE
C28 (1149) 100M			

DO NOT CIRCULATE

QP372
B14
1907